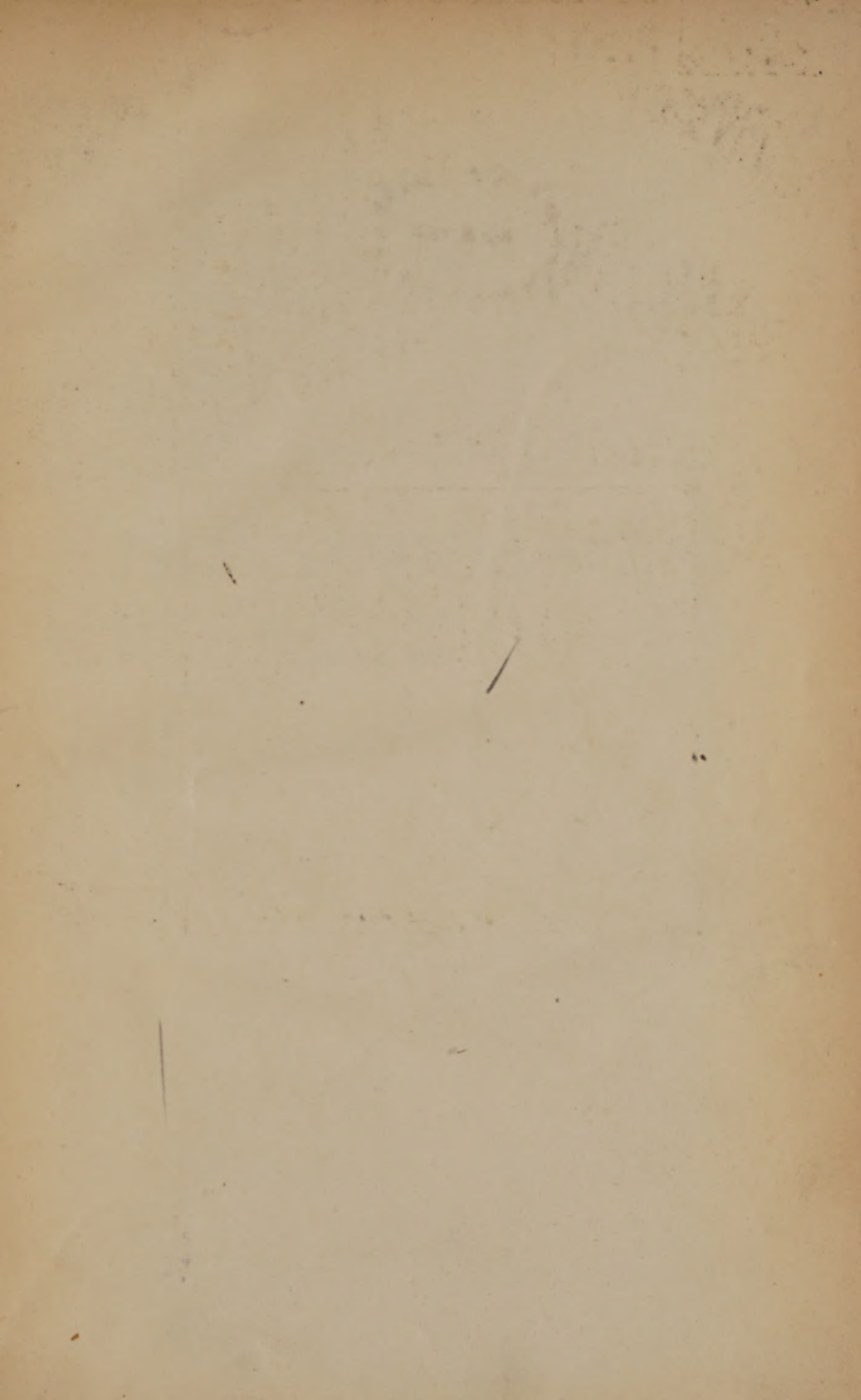
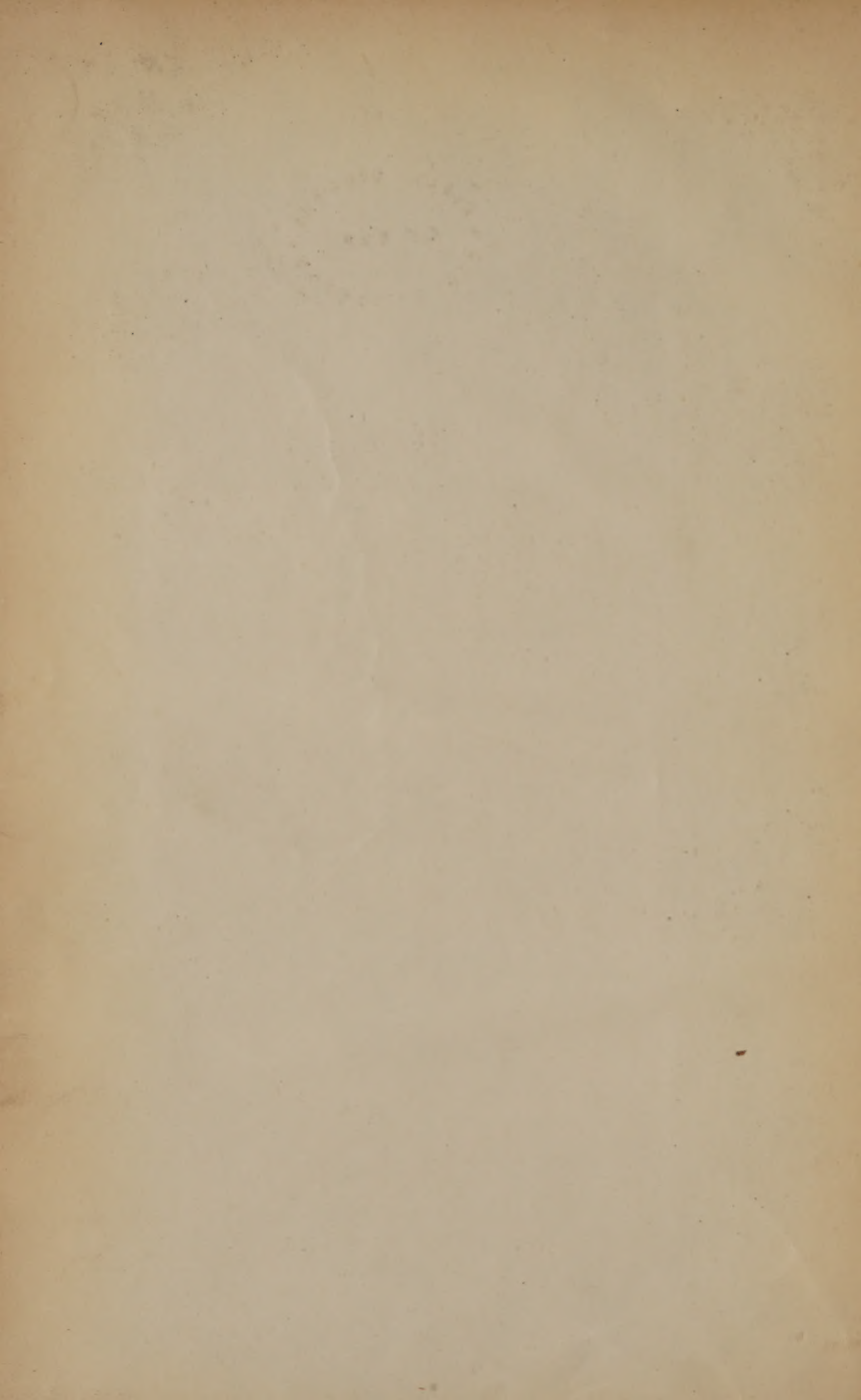








PFLANZENPHYSIOLOGIE.

ERSTER BAND.

PFLANZENPHYSIOLOGIE.

EIN HANDBUCH

DES

STOFFWECHSELS UND KRAFTWECHSELS IN DER PFLANZE

VON

DR. W. PFEFFER,

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT TÜBINGEN.

ERSTER BAND.

STOFFWECHSEL.

MIT 39 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1881.

Vorwort.

Das vorliegende Werk soll nicht ein Lehrbuch für den Anfänger sein, sondern als Handbuch eine ausführlichere Darstellung der derzeitigen Kenntnisse über die allgemeinen Vorgänge des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze bieten. Demgemäss werden die Grundzüge der Anatomie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen, sowie der Physik und Chemie als bekannt vorausgesetzt.

Die ältere Literatur hat nur insoweit Berücksichtigung gefunden, als sie grundlegend für unsere heutigen Auffassungen wurde, doch habe ich vielfach auf Stellen hingewiesen, in denen Anschauungen von nur noch historischem Werthe behandelt sind. War die Originalliteratur mir nicht zugänglich, so sind immer die von mir benutzten Quellen citirt. Da in dem »Catalogue of Scientific Papers, published by the Royal Society of London« eine ausführliche Zusammenstellung der von einer bestimmten Arbeit existirenden Abdrücke, Uebersetzungen u. s. w. geboten ist, so wird nach diesem Nachschlagewerke der Leser beurtheilen können, ob eine andere als die von mir citirte Quelle ihm leichter zugänglich ist.

Die nach definitiver Redaktion des Manuskriptes erschienenen Arbeiten sind nicht mehr berücksichtigt worden, und so schliesst für die ersten Kapitel dieses Buches die benutzte Literatur mit dem Frühjahr 1880 ab.

Eine einfache statistische Zusammenstellung der in der bezüglichen Literatur gebotenen Versuche und Schlussfolgerungen habe ich übrigens nicht liefern wollen, vielmehr bin ich gerade bestrebt gewesen, kritisch zu sichten und hervortreten zu lassen, welche Thatsachen als sicher stehend

hinzunehmen sind und wo nur unzureichende und lückenhafte Erfahrungen vorliegen. Möge hierdurch der Anstoss zu recht vielen, unsere Erfahrungen läuternden und erweiternden Arbeiten gegeben werden, so ist ein wesentlicher Zweck dieses Buches erreicht. Denn der vielfachen Lücken und Mängel mir wohl bewusst, kann ich dieses Werk nicht mit dem Gefühle vom Stapel lassen, erreicht zu haben, was als Ziel mir einst vorschwebte. Indess blieb mir nur die Wahl, mit Verzicht auf fernere, durch eigene Untersuchungen gestützte kritische Sichtung abzuschliessen, oder die Resultate mehrjähriger Arbeit als zu eigener Instruktion unternommene Studien anzusehen und sie befriedigt unter Akten ruhen zu lassen.

Tübingen, 18. December 1880.

W. Pfeffer.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.[1]

Die Physiologie hat die Aufgabe, die Vorgänge im lebendigen Organismus nach Maass und Zahl festzustellen, auf ihre Ursachen zurückzuführen und in ihrer Bedeutung für den Organismus kennen zu lernen. Die physiologische Einsicht in gar manche ihrer morphologischen Seite nach mehr oder weniger bekannte Erscheinungen ist freilich zur Zeit nur lückenhaft oder so beschränkt, dass an eine physiologische Behandlung nicht wohl gedacht werden kann. Aber auch nicht alle Vorgänge, in welche die physiologische Forschung bis zu einem gewissen Grade einzudringen vermochte, finden in diesem Buche Berücksichtigung, in welchem insbesondere die Sexualität nicht behandelt, und die Frage nach Entstehung der Pflanzenformen nicht berührt wird. Nur unsere derzeitigen Kenntnisse über Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze, über Ernährung und Arbeitsleistung im Allgemeinen sollen in Folgendem dargestellt werden.

Gegenstand physiologischer Forschung ist nur die lebendige Pflanze, doch in dieser auch ein jeder selbst nicht lebendige Theil, der im Dienste des Lebens thätig ist. Abgestorbene Zellen, luftführende Gefässe und Intercellularräume, die in Geweben höher entwickelter Pflanzen gewöhnlich zwischen lebenden Zellen gefunden werden, sind ja mit bestimmten Funktionen vertraut, welche freilich im Allgemeinen nur dazu dienen, lebendigen Zellen Existenzbedingungen zu schaffen. Wasser und lösliche Nährstoffe werden u. a. in den Wandungen todter Elementarorgane translocirt, und luftführende Räume vermitteln einen Gasaustausch, welcher den in Geweben eingeschlossenen lebenden Zellen den unentbehrlichen Sauerstoff zuführen hilft. Doch diese und andere Vorgänge haben nur so lange physiologische Bedeutung, als noch in Protoplasmakörpern anderer Zellen die Pulse des Lebens schlagen. Der Protoplasmakörper ist ja bekanntlich der lebendige Organismus in der Zelle und damit in der Pflanze, mit dem Absterben jenes ist die Zelle, mit der Zelle ist die Pflanze todt.

Wie den einzelnen Organen einer Pflanze verschiedene Funktionen zufallen, hat auch in den Geweben und in den einzelnen constituirenden Elementarorganen eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung Platz gegriffen, welche nicht nur aus verschiedener Bedeutung todter Elementarorgane und lebender Zellen entstammt, sondern auch in der spezifisch ungleichen Thätigkeit benachbarter lebender Zellen ausgesprochen sein kann.

Die einzelne Zelle selbst ist wieder ein in morphologischer und in funktioneller Hinsicht gegliederter Körper. Der eigentlich lebendige Organismus ist der Protoplasmakörper, der wie eine Schnecke in ihrem Hause in dem selbst-

gebauten Zellhautgehäuse lebt, und die Vorgänge, welche sich in der Zellhaut, sowie in dem Zellsaft (Vacuolen) vollziehen, stehen in wesentlich analoger Abhängigkeit vom Protoplasma wie die Funktionen todter Elementarorgane. Wie jeder lebende Organismus ist auch der eigentliche Protoplasmakörper gegliedert, und soviel ist wenigstens bekannt, dass einzelne Theile dieses Körpers bei physiologischen Funktionen in ungleicher Weise bethätigt sein können. Es möge hier erinnert werden an die offenbar besondere Rolle, welche der Zellkern spielt, sowie an die Bedeutung, welche der peripherischen Umgrenzung des Protoplasmas für osmotischen Austausch, den Chlorophyllkörnern für Ernährung der Pflanze zukommt.

Um eine Erscheinung als Funktion der erzeugenden Bedingungen zu erkennen, ist im Allgemeinen die physiologische Forschung genöthigt, die mitwirkenden Theile und wenigstens gewisse Eigenschaften derselben zu bestimmen, sowie den Anstoss zur Aktion und die zur Ausführung dieser nothwendige mechanische Vermittlung aufzudecken. Je weiter rückwärts man eine Erscheinung verfolgt, um so mehr wird der Kreis bewirkender und verketteter Ursachen sich erweitern, doch genügt häufig eine Zurückführung auf nächste oder nähere, noch weiterer Zergliederung fähige Ursachen, um eine vorläufig befriedigende Erklärung eines Phänomens zu geben und eine bestimmte Basis für Folgerungen und fernere Forschungen zu gewinnen. Alle Naturwissenschaft vermag ja überhaupt nur auf Grund der durch Erfahrung bekannten Eigenschaften abzuleiten, was unter gegebenen Bedingungen mit Nothwendigkeit erfolgt, und wenn der Physiologe auf empirische Qualitäten baut, welche Resultante aus verwickelten Componenten sind, verfährt er doch hiermit nicht anders als der Physiker, dem ja häufig eine noch in Faktoren zergliederbare Grösse als Ausgangspunkt für Forschungen dient, oder der Mathematiker, der die Folge von Voraussetzungen zwingend darlegt, auch wenn er complexe Grössen in die Rechnung einführte. Es ist auch keine Besonderheit der Physiologie, dass sich spezifische Eigenschaften des lebendigen Organismus aus dessen Struktur und chemischer Zusammensetzung nicht erklären lassen, denn die Chemie vermag z. B. ebensowenig die Eigenschaften organischer und anorganischer Verbindungen aus den Qualitäten der aufbauenden Atome vorauszusagen oder eine Erklärung für den Complex von Eigenschaften zu geben, welcher den Atomen eines Elementarstoffes erfahrungsgemäss zukommt. Aus den uns bekannten Qualitäten todter Körper lassen sich allerdings zahlreiche einzelne Funktionen in der lebenden Pflanze erklären, stets aber wird die Zergliederung anderer Phänomene auf Vorgänge zurückführen, für die wir die besonderen Eigenschaften des lebenden Organismus als gegeben hinnehmen müssen.

Alles wahrnehmbare Geschehen in lebendigen Pflanzen entspringt aber, wie jeder Vorgang in todten Massen, aus Bewegung und Veränderung materieller Theilchen. Je nachdem nun das Augenmerk wesentlich auf die chemischen (molekularen) Umlagerungen oder die dynamischen Leistungen gerichtet ist, wird eine Thätigkeit im Organismus dem Stoffwechsel oder dem Kraftwechsel[1] zu

---

1) Ungefähr gleichbedeutend mit Stoffwechsel sind folgende Bezeichnungen benutzt worden: Chemische Physiologie und Biochemie. Synonym mit Kraftwechsel sind: Physikalische Physiologie, Phytodynamik, Biophysik.

subsummiren sein, die demgemäss in keiner Weise scharf getrennte und von einander unabhängige Disciplinen der Physiologie bezeichnen sollen. Im Gegentheil sind ja dynamische Leistungen stetige Begleiter chemischer Umwandlungen und häufig genug werden Stoffwechselprozesse durch den Kraftwechsel in der Pflanze veranlasst oder regulirt.

Das Material und die Mittel für Stoffwechsel und Kraftwechsel werden in die Pflanze durch die für sie unerlässliche Wechselwirkung mit der Aussenwelt eingeführt. Einmal wird so Nahrung und zu Arbeitsleistungen befähigende Spannkraft in den vegetabilischen Organismus geschafft, sodann ist ein richtiges Ausmaass äusserer Verhältnisse, wie u. a. der Temperatur, unerlässliche und regulirende Bedingung für die Thätigkeit in der Pflanze, und ferner gehen vielfach von äusseren Einflüssen Anstösse aus, welche mehr oder weniger auffallende Effekte in Thätigkeit und Gestaltung der Pflanze erzielen.

Wie Nährstoffe theilweise in schon verarbeitbarer Form von Aussen in die Pflanze gelangen, oder erst innerhalb der grünen Pflanze durch Arbeitsleistung von Lichtstrahlen aus Kohlensäure und Wasser entstehen, wird in besondern Capiteln dargelegt werden. Indem nun die mit den Nährstoffen oder in irgend einer Weise in die Pflanze eingeführten Spannkräfte in lebendige Kräfte übergehen, wird die den Organismus zu Leistungen befähigende Arbeitskraft gewonnen, und zwar werden für die Thätigkeit unentbehrliche Betriebskräfte sowohl durch chemische Prozesse wie auch durch Vorgänge geliefert, welche von tiefer greifenden molekularen Umlagerungen nicht begleitet sind.

Die Form einer Leistung ist natürlich nicht allein durch die Natur und das mechanische Maass der vollziehenden Kräfte bestimmt, sondern in erster Linie von den Eigenschaften des Substrates und von der besonderen Anordnung und Verkettung der Angriffspunkte unter sich und mit dem Ganzen abhängig. Es gilt dieses ebensowohl für einen Organismus wie für einen Mechanismus. Wie u. a. durch die Spannkraft einer Feder der gesetzmässige Gang einer Uhr betrieben und einer Spieldose eine Harmonie von Tönen entlockt werden kann, hängt es auch von dem besondern Aufbau und überhaupt den Eigenschaften einer Pflanze ab, welcher Art die Leistungsformen sind, die hydrostatische Druckkräfte oder irgend welche an einem gegebenen Punkte angreifende Kräfte erzielen. Wenn in einem Pflanzengliede Construction und Eigenschaften ebenso bekannt wären wie in einer Uhr oder Spieldose, würden die Leistungsformen jenes, so gut wie die Leistungsformen dieser Mechanismen, als naturgemässe Folgen einer gegebenen Disposition uns entgegentreten.

Die gegebenen Bedingungen sind das Resultat vorausgegangener bildender und gestaltender Thätigkeiten in der Pflanze, die selbst nicht erklärt sind, wenn ein mechanisches Geschehen auch noch so eindringend aus einer überlieferten Disposition nach Ursache und Wirkung erklärt wird. Doch muss es stets eine der wichtigsten Aufgaben experimenteller physiologischer Forschung sein, Aktionen auf gegebene Dispositionen zurückzuführen und aus diesen zu erklären, sowie den Anstoss zu einer Thätigkeit und die nächsten Wirkungen, welche dieselbe hervorbringt, zu ermitteln.

Je nachdem nun die Veranlassung zu einer Thätigkeit in dem Entwicklungsgang der Pflanze oder in von Aussen kommenden Einwirkungen beruht, werden innere oder autonome von äusseren oder inducirten Anstössen zu unter-

scheiden sein. Innere wie äussere Anstösse können niemals entbehrt werden, da ja der Entwicklungsgang von den in der Pflanze gegebenen Eigenschaften gelenkt wird, und da Wechselwirkung mit der Aussenwelt für das Leben der Pflanze unentbehrlich ist. Wird ein im Entwicklungsgang der Pflanze sich ausbildender Anstoss als Ausgangspunkt einer Aktion erkannt, so ist dieselbe natürlich auf die nächste veranlassende Ursache ebensogut zurückgeführt, als wenn diese eine von Aussen influirende Wirkung ist. In letzterem Falle führt freilich die Quelle des Anstosses selbst nicht wieder auf eine vorausgegangene Thätigkeit des Organismus, und schon dieserhalb wird im Allgemeinen leichter ein Causalverhältniss zwischen einem äusseren Anstoss und wenigstens den endlichen Folgen dieses zu ermitteln sein, doch ist, wenn z. B. ein Lichtstrahl als Ursache eines Geschehens erkannt wird, keine eindringendere Erklärung gewonnen, als wenn ein im Organismus gebildetes Ferment als Ursache einer Thätigkeit festgestellt wird.

Bei einem Anstosse und überhaupt jeder Wirkung, wird mechanisch genommen zwischen Auslösung und Uebertragung von lebendiger Kraft zu unterscheiden sein. Während bei einer Uebertragung die in einem Systeme geleistete Arbeit dem Verlust an Energie in dem einwirkenden Systeme äquivalent ist, werden durch eine Auslösung in einem System aufgespeicherte Spannkräfte in lebendige Kraft verwandelt, und ein äquivalentes Verhältniss zwischen der ausgelösten Energie und der auslösenden Wirkung ist kein Erforderniss. Irgend ein anderes als äquivalentes Verhältniss kann sehr wohl, muss aber nicht zwischen auslösender und ausgelöster Kraft bestehen. Als Beispiel mag hier einerseits auf die mit dem Aufdrehen des Hahnes einer Wasserleitung steigende Wirkung des ausströmenden Wassers und anderseits auf die durch jeden Funken veranlasste Explosion einer beliebig grossen Pulvermasse hingewiesen sein.

Um die in die Pflanze eingeführten Spannkräfte, denen ja bekanntlich wesentlich die Arbeitskräfte im Organismus entspringen, in lebendige Kräfte überzuführen, bedarf es begreiflicherweise öfters innerer oder äusserer auslösender Anstösse. Solche können natürlich sowohl physikalischer, wie chemischer Natur sein, und im allgemeinen werden wir auch die chemischen Prozesse im Organismus, in denen ein äquivalentes Verhältniss zwischen der Menge des einwirkenden und des umgesetzten Körpers nicht besteht, als Auslösungsvorgänge ansprechen dürfen. Die meisten auslösenden Wirkungen in der Pflanze sind, soweit sich beurtheilen lässt, solche, in denen irgend eine Relation zwischen auslösender und ausgelöster Kraft eingehalten wird. So nimmt, um nur ein Beispiel zu nennen, eine heliotropische Krümmung mit der Intensität des auslösenden Lichtes zu, doch bietet u. a. die Reizbewegung von Mimosa pudica einen Fall, in welchem durch einen jeden erfolgreichen Anstoss die ganze überhaupt in Aktion tretende Spannkraft ausgelöst wird [1].

Ob irgend eine Einwirkung überhaupt auslösend wirkt, hängt ganz und gar von den besonderen Eigenschaften des beeinflussten Körpers ab, und diese bestimmen auch durchaus die Qualität der ausgelösten Aktion. Dieser Erfolg

1) Auslösende Wirkungen üben durchgehends diejenigen Anstösse, welche man als Reiz zu bezeichnen pflegt, und man könnte füglich diesen Ausdruck als gleichbedeutend mit Auslösung hinnehmen.

kann demgemäss vollkommen different ausfallen, je nachdem derselbe Anstoss auf diesen oder jenen Apparat wirkt, und umgekehrt können in demselben Apparate verschiedene Anstösse dieselben Auslösungen hervorrufen. Ferner vermag, wenn die Einrichtungen eines Apparates entsprechend sind, ein Anstoss gleichzeitig zwei oder mehrere Vorgänge auszulösen, und wie z. B. die elektrische Telegraphie es zeigt, können auch fern von dem Angriffspunkte der auslösenden Wirkung die Folgen dieser zur Geltung kommen.

Aus dem Verhältniss zwischen auslösender und ausgelöster Wirkung ergeben sich obige und andere noch verwickeltere Verhältnisse unmittelbar als logische Folgerung, auch vermögen die in Industrie und Wissenschaft verwandten Apparate Beispiele mannigfacher Art zu demonstriren, welche den wahren Sachverhalt begreiflicherweise weit besser durchschauen lassen, als dieses bei Vorgängen in einem lebenden Organismus der Fall ist. Mögen nun diese letztern noch so unaufgeklärt vor uns liegen, und mögen sie die Resultante noch so complicirter Vorgänge sein, eine ausschliessliche Eigenheit des lebenden Organismus ist es nicht, dass u. a. gleiche Anstösse ungleiche Erfolge erzielen, und wenn z. B. an zwei Pflanzenstengeln der eine positive, der andere negative heliotropische Krümmungen in Folge der auslösenden Wirkung des Lichtes ausführt, so ist dieser Erfolg an sich nicht wunderbarer, als dass von zwei Dampfmaschinen nach Maassgabe der inneren Construction die eine sich vorwärts, die andere sich rückwärts bewegt, nachdem eine auslösende Druckwirkung das Einströmen des treibenden Dampfes in die Cylinder verursachte. Mit Kenntniss der auslösenden Ursache und des endlichen Erfolges ist aber selbstverständlich noch nicht die Qualität der Dispositionen im Organismus erkannt, von der sowohl die Rezeptivität, wie auch der Verlauf und der Erfolg der ausgelösten Aktion abhängt.

Aus obigen allgemeinen Darlegungen über die Bedeutung innerer und äusserer Ursachen für das Geschehen in der Pflanze ergeben sich auch die Normen, nach welchen jenes Verhältniss in speziellen Fällen zu beurtheilen sein wird. Stets hängt es von inneren Eigenschaften ab, ob überhaupt Thätigkeit stattfindet, sowie denn jene auch die Qualität des Geschehens bestimmen und somit die Erfolge, welche durch äussere Einwirkungen erzielt werden. Eine bestimmte Constellation äusserer Verhältnisse ist aber für die Existenz und für die Aktionsfähigkeit der Pflanze unerlässlich und innerhalb der vermöge innerer Eigenschaften zulässigen Grenzen wirken äussere Bedingungen nach Zeit und Maass auf Thätigkeit und Gestaltung des Organismus. Diese allgemeinsten Beziehungen gelten übrigens für Ursachen und Qualität der Veränderungen in jedem beliebigen Körper, denn von den einem Stückchen Eisen eigenthümlichen Eigenschaften hängt es ja auch ab, ob überhaupt und welche Erfolge chemische oder physikalische Eingriffe erzielen.

Mechanisch genommen wirken, wie früher ausgeführt wurde, äussere Agentien entweder als Auslösungen oder als Uebertragungen, doch lassen sich die äusseren Ursachen auch nach anderen Gesichtspunkten betrachten, z. B. mit Rücksicht auf den höheren oder geringeren Werth für die Pflanze, oder nach dem erzielten Erfolge, oder in wie weit sie zu diesem in näherer oder fernerer Beziehung stehen.

Dem Werthe nach könnte man u. a. nothwendige und nicht nothwendige

äussere Bedingungen unterscheiden. Den Hauptbedingungen würden z. B. die Herstellung genügender Temperatur, die Zufuhr von Wasser und von unentbehrlichen Nährstoffen zuzuzählen sein, während u. a. die Aufnahme der entbehrlichen Kieselsäure oder gewisse Druckwirkungen, aus denen sich für die Pflanze nicht nothwendige Erfolge ergeben, als Nebenbedingungen zu bezeichnen wären. Dabei kann aber sehr wohl für die eine Pflanze etwas eine Hauptbedingung sein, was für eine andere Pflanze, oder auch nur ein anderes Glied derselben Pflanze, eine Nebenbedingung ist, und unter Umständen wird das gleiche äussere Agens gleichzeitig nothwendige und nicht nothwendige Vorgänge veranlassen. Es sei hier an das Licht erinnert, welches wohl für viele Pilze, nicht aber für grüne Pflanzen entbehrlich ist und in diesen letzteren sowohl die nothwendige Produktion von organischem Nährmaterial, als auch nicht unbedingt nothwendige heliotropische Krümmungen vermittelt.

Mit Rücksicht auf den Eingriff selbst und dessen Erfolg würden sich mehrfache Unterscheidungen machen lassen, von denen zur Beurtheilung von Erscheinungen namentlich von Bedeutung sein kann, ob nur die Bedingungen für die Aktionsfähigkeit der Pflanze durch äussere Verhältnisse geschaffen wurden oder ob der Eingriff dieser die Veranlassung zu einem etwa in bestimmter Gestaltung sich aussprechenden Vorgang wurde, wie das für Heliotropismus, Geotropismus und für viele andere Fälle zutrifft. Es ist indess nicht Absicht, diese und andere aus verschiedenen Gesichtspunkten sich ergebenden Unterscheidungen weiter auszumalen, und so soll denn auch nicht durch Beispiele belegt werden, wie sowohl direkte oder unmittelbare als auch indirekte oder mittelbare Beeinflussungen in mannigfacher Weise in der Pflanze zur Geltung kommen.

Wurden bis dahin wesentlich einzelne Funktionen ins Auge gefasst, so gelten gleiche Normen doch ebenso für die Gesammtthätigkeit in jedem einzelnen Entwicklungszustand und somit auch für alles Geschehen im Verlaufe des ganzen Entwicklungsganges einer Pflanze. Denn der Entwicklungsgang ist eine Kette von Ursachen und Wirkungen, in welcher durch eigene Thätigkeit in der Pflanze veränderte Dispositionen und damit veränderte Thätigkeiten in stetiger Folge geschaffen werden. Ein solcher causaler Zusammenhang muss zwar nothwendig postulirt werden, doch vermögen wir nicht aus bestimmten inneren Dispositionen im Organismus den spezifischen Entwicklungsgang, die spezifische Gestaltung zu erklären, und es muss eben als eine gegebene Eigenschaft hingenommen werden, dass aus dem Samen einer Eiche stets nur diese bestimmte Pflanzenart erwächst, das Blatt einer Eiche sich ein für allemal anders als das Blatt einer Buche, die Wurzel einer Buche sich anders als die Frucht dieses Baumes gestaltet, dass allgemein die Abstammung über spezifische Qualität der Thätigkeit und der Gestaltung entscheidet, die Eigenschaften der Eltern sich in den Nachkommen wiederholen.

Die Gestaltung, welche eine Pflanze und jedes ihrer Glieder aus inneren Ursachen (die auch historische oder ererbte Ursachen, Bildungstrieb oder Eigengestaltung genannt worden) anstrebt, fällt unter ungleichen äusseren Verhältnissen nach Grösse und Form wohl etwas verschieden aus, ohne dass damit der wesentliche Charakter eines Gliedes vernichtet oder der eigentliche Kern erblich sich erhaltender Merkmale modificirt würde. Denn die als Folge einer bestimmten Constellation äusserer Einwirkungen gesetzmässig sich ergebenden Abwei-

chungen kehren in den Nachkommen nicht wieder, wenn diese unter andern äussern Bedingungen heranwachsen. Es verhält sich hiermit im wesentlichen wie mit einem Krystall, welcher gleichfalls nach Maassgabe der äusseren Bedingungen sich schneller oder langsamer bildet, grösser oder kleiner ausfällt und auch gewisse besondere Gestaltungen annehmen kann, welche indess beim Umkrystallisiren unter andern Bedingungen nicht wiederkehren, weil der dem Körper innewohnende Complex spezifischer Eigenschaften ungeändert blieb.

So unveränderlich wie in einer stabilen chemischen Verbindung sind freilich die Eigenschaften einer Pflanze nicht, denn dieselben erfahren ja mit jedem folgenden Entwicklungsstadium gewisse Modifikationen, und ausserdem treten bekanntermaassen gelegentlich sich erblich erhaltende Variationen auf. Allerdings ist die Entstehung solcher Variationen öfters augenscheinlich durch äussere Lebensbedingungen veranlasst, doch gehen gerade nur solche abgeänderte Eigenschaften auf die Nachkommen über, welche unter gleichen äusseren Bedingungen nicht jedesmal und mit Sicherheit entstehen, sondern nur gelegentlich an einzelnen Individuen derselben Art und derselben Cultur auftreten und dabei der Qualität nach ganz verschieden ausfallen können. So muss denn die Veränderung innerer Disposition, damit die daraus sich ergebende Variation, an sich von äusseren Verhältnissen unabhängig sein, und die Begünstigung der Variation durch äussere Bedingungen in nur ganz indirektem und unbestimmtem Zusammenhang mit diesen stehen, etwa in der Erschütterung des herkömmlichen Entwicklungsganges durch veränderte Lebensbedingungen liegen [1]. Uebrigens sind ja auch nur die von äusseren Bedingungen unabhängigen Eigenschaften zu erblicher Erhaltung geeignet, indem eben sonst die Nachkommen unter veränderten äusseren Bedingungen andere vergängliche Eigenschaften annehmen.

Obige Bemerkungen bezwecken nur, das unbestimmte Verhältniss äusserer Einwirkungen zur erblichen Variation anzudeuten, während ein Eingehen auf dieses wichtige Thema ebensowenig in der Absicht dieses Buches liegen kann, wie eine Behandlung der schwierigen Frage über Entstehung der Arten. Die derzeit existirenden Pflanzenarten nahmen in verflossenen Zeiten ihren Ursprung, sind etwas historisch Gewordenes, und die mit der Art entstandenen spezifischen Qualitäten können mit Rücksicht auf ihre zeitliche Entstehung historische Eigenschaften genannt werden, während wir dieselben ererbte Eigenschaften deshalb nennen, weil sie den Nachkommen von ihren Eltern als Mitgift überliefert und so durch Generationen erhalten werden. Die historische Entstehung der ererbten Eigenschaften schliesst übrigens die Möglichkeit nicht aus, im Sinne der Descendenztheorie die im Laufe der Zeit allmählich entstandenen Qualitäten nach den Gesetzen der Causalität zu verstehen. Doch ein auch noch so weit zurückführender Stammbaum vermag das dunkle Räthsel des Lebens nicht zu lösen, denn auch dem einfachsten Organismus, jedem lebendigen Protoplasma kommen noch Eigenschaften zu, welche wir nicht aus Struktur und chemischer Zusammensetzung zu erklären vermögen.

---

1) Näheres hierüber in den bekannten Werken Darwin's und namentlich auch bei Nägeli in Sitzungsb. d. Bair. Akad. 15. Dec. 1865.

Während eine Zurückführung der spezifischen Gestaltung der Pflanze auf den Complex bedingender äusserer und innerer Ursachen sobald nicht erwartet werden kann, wird es dagegen ferneren Forschungen mehr und mehr gelingen, einzelne Funktionen wenigstens bis auf die näheren inneren Ursachen zurück zu verfolgen und aus diesen, sowie den von aussen kommenden Einwirkungen zu erklären. Zu den innern Ursachen zählen aber auch solche, welche verschiedene Organe oder selbst verschiedene Zellen derselben Pflanze aufeinander ausüben, Wirkungen, welche zwar in der Pflanze ihren Ursprung haben, für den beeinflussten Theil jedoch von Aussen stammen und deshalb auch prinzipiell wie die auf die Aussenwelt sich zurückführenden Einwirkungen zu beurtheilen sind. Dabei können natürlich von lebenden Complexen Eingriffe besonderer Art ausgehen und damit Erfolge erzielt werden, wie sie nur dem Leben eigenthümlich sind.

Jedes einzelne Capitel der Physiologie vermag Belege für die wechselseitige Beeinflussung der Theile eines Pflanzenkörpers zu liefern, und so genüge es hier z. B. darauf hinzuweisen, dass die Wasseraufnahme durch die Wurzel von der Wasserverdampfung in oberirdischen Pflanzentheilen, die Richtung der Nährstoffwanderung durch den Consum bedingt ist, das Köpfen eines Fichtenstammes eine verstärkte geotropische Krümmung des in der Nähe der Wundstelle sich entwickelnden Astes zur Folge hat. Ferner werden durch Secrete, welche der Embryo ausscheidet, Stoffmetamorphosen in dem Endosperm mancher keimenden Samen verursacht, und vermuthlich spielen analoge Wirkungen der Zellen aufeinander in der Pflanze eine ausgedehntere Rolle.

Die Thätigkeit einer Zelle — und für einen jeden Zellcomplex gilt dasselbe — wird also nach Maassgabe ihrer ererbten Eigenschaften sowohl durch Eingriffe geregelt, welche von andern Theilen derselben Pflanze ausgehen, wie auch durch solche, welche in der Aussenwelt ihren Ursprung nehmen. Somit ändern sich denn mit der Zergliederung der Pflanze die Bedingungen in den isolirten Theilen, indem einmal die von abgetrennten Partien ausgehenden Einwirkungen aufhören, und unter Umständen noch dazu aus der Verletzung ein modificirter Eingriff äusserer Agentien entspringt. Diesen Folgerungen entspricht auch die Erfahrung. Schon in einigen der oben genannten Beispiele sind Belege zu finden, und um noch einige Beispiele zu nennen, erinnere ich daran, wie an Wurzelstücken Stammknospen entstehen, ruhende Knospen durch Abschneiden der tragenden Zweige zum Austreiben gebracht werden können und die im Gewebeverband durch Spannungsverhältnisse in ihrem Wachsthum eingeschränkte Zelle von neuem zu wachsen beginnt, wenn ihr zeitig genug durch Zerschneiden des Pflanzengliedes eine grössere Freiheit geboten wird. Zugleich aber lehren diese und andere Beispiele, dass mit der Schaffung neuer Bedingungen und deren Folgen sich weitgreifende Rückwirkungen geltend machen können. Denn der den Hauptstamm ersetzende Ast der Fichte ist mehr oder weniger entfernt von der Wundfläche und nach der austreibenden Knospe bewegen sich Nährstoffe, welche sonst in entfernt gelegenen Organen der Pflanze verbraucht oder abgelagert worden wären.

Wie in einem wohlgeordneten Staate der Einzelne dem Ganzen dienstbar und nützlich ist, mit dem Zusammensturz der bisherigen Ordnung aber der um seine Stelle gekommene Beamte gezwungen sein kann, seine Fähigkeiten zu

Arbeiten zu verwenden, die er zuvor nicht genöthigt und gewohnt war auszuführen, so ist auch im Zellenstaat der Pflanze die Thätigkeit der einzelnen Zelle (und ebenso eines Organes) in der oben bezeichneten Weise vom Ganzen abhängig, aus der hieraus entspringenden Abhängigkeit entrissen, vermag aber die Zelle potentiell in ihr ruhende Fähigkeiten zur Geltung zu bringen. Die so erweckten Fähigkeiten sind begreiflicherweise nicht immer ausreichend, um der einzelnen Zelle oder einem Zellcomplexe zu ermöglichen, sich unabhängig von dem Ganzen zu erhalten. Diese Autonomie der isolirten Zellen oder Gewebe muss aber stets bei Beurtheilung der an verletzten und isolirten Theilen sich ergebenden Erscheinungen beachtet werden, denn die wirklich ausgeführten Funktionen einer Zelle oder eines Zellcomplexes können andere im Dienste des Ganzen, als im isolirten Zustande sein.

Solche Wechselwirkungen der Theile untereinander haben aber eine sehr hohe Bedeutung, denn durch jene wird nicht nur das harmonische Zusammenwirken der einzelnen Vorgänge in der Pflanze regulirt, sondern auch die Thätigkeit in andere Bahnen gelenkt, wenn veränderte Bedingungen in irgend einer Weise für einen Theil des thätigen Ganzen geschaffen sind. Dabei antwortet die Pflanze auf Eingriffe im Allgemeinen — so weit es die inneren Anlagen gestatten — mit zweckentsprechendem Erfolge und unter abnormen, wie normalen Verhältnissen pflegt die Ursache eines Bedürfnisses auch die Ursache (Veranlassung) der Befriedigung des Bedürfnisses zu werden[1]. Dass gerade einer teleologischen Mechanik entsprechend die Pflanze reagirt und arbeitet, ist eine Eigenschaft, die wir so gut wie andere ererbte Qualitäten als gegeben hinnehmen müssen.

1) Vgl. Pflüger, Archiv für Physiologie 1877, Bd. XV p. 76.

Kapitel I.

Physikalische Eigenschaften und Molekularstruktur der organisirten Körper.

§ 1. Um die Lebensthätigkeit einer Zelle zu ermöglichen und zu unterhalten, muss diese mit Wasser in genügendem Maasse durchtränkt sein und gewisse Stoffe aus der Umgebung in ihr Inneres aufnehmen können. Dieser unerlässlichen Bedingung wird Genüge geleistet durch die Imbibitions- und Quellungsfähigkeit, welche der Zellhaut, den Stärkekörnern, dem Protoplasma, den Chlorophyllkörnern, den Krystalloiden, überhaupt den für den Aufbau des Organismus wesentlichsten festen und weichen Körpern zukommt. Die quellungsfähigen Körper — sie werden organisirte Körper genannt — besitzen das Vermögen, Wasser bis zu einem gewissen Grenzverhältniss zwischen ihre kleinsten Theile einzulagern und, indem diese hiermit auseinandergetrieben werden, ihr Volumen bis zu einem gewissen Grade zu vergrössern und umgekehrt mit Abgabe von Wasser zu verkleinern. Hierdurch sind sie denn auch von den unorganisirten Körpern unterschieden, welche Wasser entweder überhaupt nicht oder doch nur, wie poröse Thonplatten, in präexistirende Räume aufnehmen oder auch durch genügende Wassermengen in Lösung übergeführt werden.

Die Wassermenge, welche ein organisirter Körper aufzunehmen vermag, ist natürlich spezifisch verschieden und ausserdem von äusseren Verhältnissen abhängig. So gestattet die spezifische Organisation den Zellwänden der meisten Pflanzen nur eine weit begrenztere Wasseraufnahme als den gallertig aufquellenden Zellwänden von Nostocaceae, von Laminaria u. s. w., welche demgemäss mit dem Trocknen in hohem Grade zusammenschrumpfen. Ebenso ist es eine durch besondere Organisation bedingte Eigenschaft, dass Zellhäute nach 1 oder 2 Richtungen in bevorzugter Weise aufquellen oder durch Einlagerung von fremden Stoffen zwischen die kleinsten Theile, die Micellen einer Zellhaut die Quellungsfähigkeit modificirt wird. Solche Einlagerung trifft nicht selten zu, da die in der Pflanze vorkommenden organisirten Körper sehr gewöhnlich ein Gemenge von 2 oder einigen verschiedenen Substanzen zu sein scheinen.

Bezüglich äusserer Einflüsse soll hier nur darauf hingewiesen werden, dass z. B. in kalihaltigem Wasser die Quellung der Zellwände steigt, während dieselbe durch einen Zusatz von Kochsalzlösung oder von Alkohol vermindert wird und in absolutem Alkohol ganz unterbleibt. Anderseits werden Quittenschleim und arabisches Gummi durch Wasser in Lösung übergeführt, während diese Körper in entsprechend verdünntem Alkohol nur begrenzt aufquellen und hiernach organisirt sind. Es muss demgemäss stets mit Bezug auf das umgebende Medium entschieden werden, ob ein Körper organisirt ist oder

nicht, und da zur Beurtheilung der in der Pflanze vorkommenden Körper die in dieser gegebenen Bedingungen maassgebend sind, ist auch der innerhalb der lebendigen Zelle nur begrenzter Quellung fähige Protoplasmakörper ein organisirter Körper.[1])

Die Grenzen, innerhalb welcher ohne Nachtheil für die Molekularstruktur der Wassergehalt schwanken kann, sind spezifisch verschieden. Während manche Protoplasmakörper nach völligem Austrocknen wieder aufzuleben vermögen, gehen andere zu Grunde, wenn ihr Wassergehalt unter ein gewisses Minimum sinkt. In Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden erfährt die Quellungsfähigkeit durch Austrocknen keine merkliche Veränderung, doch liegen Thatsachen vor, welche zeigen, dass wenigstens an der Molekularstruktur mancher Zellhäute das Austrocknen nicht ganz spurlos vorübergeht. Bekannt ist übrigens, dass durch Hitze, chemische Einflüsse und überhaupt mancherlei Eingriffe die Molekularstruktur organisirter Körper dauernd verändert werden kann. Es mag in dieser Hinsicht auf die Verkleisterung der Stärke und die Coagulation des Protoplasmas, sowie der Krystalloide hingewiesen sein.

Die anderweitigen physikalischen Eigenschaften ändern sich sowohl mit einer dauernden Zerstörung der Molekularstruktur, als auch mit dem Gehalte an Quellungswasser. Bekannt ist ja, dass Zellhaut und Protoplasma im imbibirten Zustand viel geschmeidiger sind als im trockenen Zustand, in welchem übrigens die Cohäsionskraft im allgemeinen erheblicher sein wird.

Die organisirten Körper haben im wasserdurchtränkten Zustand entweder einen wirklich festen Aggregatzustand oder sind sehr weich,[2] wie manche gallertig aufgeqollenen Zellhäute und namentlich auch das Protoplasma. Dieser weiche Aggregatzustand wird am besten durch Leimgallerte versinnlicht, welche um so leichter eine Verschiebung der Micellen gestattet, je weniger Leimsubstanz in der Gallerte enthalten ist. Gestaltliche und anderweitige Aenderungen gehen aber in dem lebensthätigen Protoplasma ununterbrochen vor sich in Folge molekularer Umlagerungen und chemischer Prozesse, welche eine unerlässliche Bedingung für das Leben sind, die auch in Zellhäuten, Stärkekörnern und überhaupt in den organisirten Gebilden innere Veränderungen, sowie das Wachsen durch Intussusception vermitteln. Zu diesen und anderen Vorgängen ist Aufnahme gelöster Stoffe in das Innere der organisirten Körper, sowie Veränderung und Auseinanderdrängen der constituirenden Theilchen nöthig, so dass eine lebende Pflanze ohne Imbibitions- und Quellungsfähigkeit der den Organismus aufbauenden festen und weichen Körper undenkbar ist.

Hypothese über die Molekularstruktur.

§ 2. Die Eigenschaft der organisirten Körper, unter Aufquellen Wasser und gelöste Stoffe zwischen ihre kleinsten Theile einzulagern, ist eine unerlässliche Vorbedingung für den Stoffaustausch der Zelle, für Wachsen durch Intussusception und überhaupt manche Vorgänge, welche, in gleicher Weise wie die Quellungsfähigkeit selbst, in Betracht gezogen werden müssen, wenn es sich

---

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 153.

2) L. Pfaundler, Ueber das Wesen des weichen oder halbflüssigen Aggregatzustandes. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. II. p. 249.

darum handelt, eine Vorstellung über die Molekularstruktur der organisirten Körper zu gewinnen. Eine auf unsere atomistische Anschauung gebaute Hypothese ist ebenso berechtigt und ebenso unentbehrlich wie jede andere chemische oder physikalische Hypothese über die Molekularstruktur der Körper. Es ist durchaus das Verdienst C. Nägeli's[1], durch seine scharfsinnigen Untersuchungen nicht nur das Wesen und die Bedeutung der organisirten Körper richtig erkannt, sondern auch eine Hypothese über die Molekularstruktur derselben aufgestellt zu haben, welche den bis dahin bekannten Thatsachen Rechnung trägt.

Nach dieser Hypothese sind die organisirten Körper wie eine Mosaik aus kleinen, weit jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung liegenden Theilchen, den Micellen, zusammengefügt, welche in einem trocknen Körper bis zum Berühren genähert sein können, durch eindringendes Wasser aber wie durch einen Keil auseinandergetrieben werden, indem zunächst zwischen Wasser und Micellen mächtigere Anziehungskräfte wirksam sind als zwischen den Micellen untereinander. So umkleidet sich jedes Micell mit einer Wasserhülle (eventuell mit einer wässrigen Lösung oder einer anderen Flüssigkeit), zu einer Lösung kommt es aber nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältniss abnimmt als die Anziehungskraft der Micellen untereinander und so, nachdem die Wasserhüllen eine gewisse Mächtigkeit erlangten, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung, erreicht wird.

Die Micellen selbst sind winzige, zumeist polyedrische oder krystallinische Partikel, welche wie ein Krystall beim Zertrümmern in jedem Fragmente ihre Eigenschaften bewahren und solche auch durch Vergrösserung nicht einbüssen, übrigens aus Molekülen oder Molekularverbindungen oder vielleicht unter Umständen noch complexer aufgebaut sind. Da die Oberfläche der Micellen mit einer Wasserhülle umkleidet ist, so hat die mit einer Zertrümmerung verbundene Vergrösserung der micellaren Oberfläche die Entstehung einer relativ quellungsfähigen und wasserreichen Substanz zur Folge, während durch Vergrösserung der Micellen das Umgekehrte erzielt wird. Die einzelnen Micellen müssen, wenn sie auch qualitativ gleichartig sind, doch nicht in Grösse und Gestalt untereinander übereinstimmen und häufig haben sich stofflich verschiedene Micellen zum Aufbau eines organisirten Körpers vereinigt.

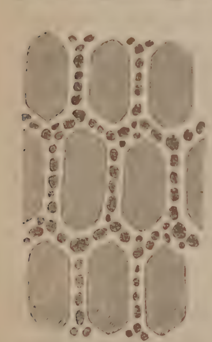


Fig. 1. Schematische Darstellung d. Micellarstruktur nach Nägeli u. Schwendener.

In vielen pflanzlichen Körpern, wie in Zellhaut, Stärkekörnern, Krystalloiden haben die Micellen eine krystallinische Gestalt und sind in der nämlichen Schicht gleichsinnig gerichtet. In den Krystalloiden sind also die Achsen der Micellen wie die Achsen der Moleküle eines gewöhnlichen Krystalles angeordnet, in der Zellhaut steht je eine Achse senkrecht auf der Hautfläche und im Stärkekorn zielt eine Achse nach dem Schichtencentrum des Kornes. In dem Protoplasmakörper sind die Micellen zu sehr verschiebbar, um, auch

1) Die Stärkekörner 1858, p. 332; über die krystallähnlichen Proteinkörper Sitzungsb. d. Bairischen Akad. 1862, II, p. 120. Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran ebenda 1864, I, p. 283 und 1864, II, p. 114. Theorie d. Gährung 1879, p. 121.

wenn sie krystallinisch sein sollten, eine bestimmte Anordnung dauernd zu erhalten.

Während ein Krystalloid[1]) ein einziger Micellverband ist, dürften andere organisirte Körper aus einem Complex von Micellverbänden aufgebaut sein, und es ist z. B. nicht unwahrscheinlich, dass solches im Protoplasma zutrifft. Mit der Verkettung von Micellverbänden wird der Aufbau organisirter Körper noch weiter complicirt und diese Verbände werden wohl auch in gegebenen Fällen mikroskopisch wahrnehmbare Grösse erreichen.

Die Micellen sind also nähere Körperbestandtheile, welche als einheitliches System wirken und sich vermöge ihrer Anziehungskraft mit einer Wassersphäre umkleiden. Hierin liegt der Schwerpunkt von Nägeli's Hypothese, welcher auch dann nicht verrückt und verändert wird, wenn man mit der Zeit Veranlassung haben sollte, die Micellen selbst als in verschiedenster Weise componirte Körper anzusehen. Thatsächlich hat Nägeli in jüngerer Zeit[2]) auch aus Molekülverbindungen zusammengesetzte Micellen angenommen, während er bis dahin nur Moleküle als die unmittelbaren Bausteine der Zellen angesprochen hatte.

Die Bedeutung des Micells liegt eben nicht in seinem, in gegebenen Fällen verschiedenen Aufbau, sondern in seiner Existenz als räumliches und als einheitlich wirkendes System, und es ist eine aus verschiedenen Gesichtspunkten unternommene Eintheilung, wenn man Körperbestandtheile nach ihrer inneren Constitution oder nach ihrer Bedeutung als Theile des Ganzen classificirt. Dieses letztere Vorgehen verdient behufs Einsichtnahme in das Wesen organisirter Körper den Vorzug, während die moderne Chemie im Allgemeinen in erster Linie den inneren Aufbau in Betracht ziehen und demgemäss Atome, Moleküle und Molekularverbindungen (ich bezeichnete eine solche als Tagma[3]) und eventuell noch Complexe höherer Ordnung unterscheiden wird. Ein gegebenes Micell kann ein Tagma sein, während ein anderes einen tagmatischen Complex vorstellt, und theoretisch ist sogar die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sich die Moleküle selbst mit einer Wasserhülle umkleiden und dann den Micellen gleichwerthig werden. Im Allgemeinen dürfte übrigens das Micell eines organisirten Körpers zahlreiche und zumeist sehr zahlreiche Moleküle, sei es als nähere oder fernere Bausteine, umschliessen.

Zu dieser schärferen Fassung der Begriffe komme ich namentlich nach Nägeli's jüngsten Erörterungen, in welchen bestimmter der Unterschied zwischen einem Micell und einer Molekülverbindung hervortritt, nachdem auch durch eine Vereinigung von Tagmen entstehende Micellen angenommen wurden. Historisch sei hier bemerkt, dass Nägeli in früheren Arbeiten die Micellen als Moleküle bezeichnete, späterhin[4]) aber mit Rücksicht auf die allgemein angenommene andere Bedeutung dieses Wortes die Benennung »Micell« einführte. Eine Molekülverbindung nach festen Verhältnissen hat Nägeli[5]) in jüngerer Zeit Pleon genannt, eine Bezeichnung, welche demgemäss einen engern Sinn hat als das einfach mit Molekülverbindung synonyme Wort Tagma.

»Organisirt« nennen wir Körper bestimmter physikalischer Eigenschaften halber, gleichviel ob sie in einem lebendigen Organismus gebildet sind oder nicht, und ob sie organische oder anorganische Verbindungen vorstellen. So zählen denn auch zu den organisirten Körpern z. B das von R. Wagner und B. Tollens[6]) als Nebenprodukt erhaltene, in hohem Grade quellungsfähige Acrycolloïd, sowie die noch zu besprechenden Niederschlagsmembranen aus Ferrocyankupfer, Eisenoxydhydrat und anderen Körpern. Uebrigens gibt es auch micellare Lösungen. Es dürften überhaupt vielfach in Lösungen Molekülverbindungen oder

---

1) Zwar sind von Graham die leicht diosmirenden Körper, im Gegensatz zu Colloiden, »Krystalloide« genannt, und wenn dieses Wort in solchem Sinne vielfach im Gebrauch ist, so mag ich doch für die quellungsfähigen Krystalle keine neue Bezeichnung einführen.

2) Theorie der Gährung 1879, p. 123.

3) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 32.

4) Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl. p. 424

5) Theorie der Gährung 1879, p. 122.

6) Annal. d. Chemie u. Pharmac., 1874, Bd. 171, p. 356.

noch höher zusammengesetzte Complexe bestehen, und durch die Annahme relativ grosser Tagmen suchte schon Graham manche Eigenschaften colloidaler Körper und ihrer Lösungen zu erklären[1]. Auch sprechen manche Gründe dafür, dass mehrfach in festen, nicht quellungsfähigen Körpern durch Vereinigung von Molekülen gebildete Systeme die näheren Bestandtheile ausmachen, und sehr wohl können diese in gegebenen Fällen Micellen sein, da das Eindringen von Wasser ja nur von spezifischen Eigenschaften eines Körpers abhängt, und ein organisirter Körper nicht in jeder Flüssigkeit quellungsfähig ist.

Eine ausführliche Begründung der Hypothese über den unmittelbaren Aufbau der organisirten Körper kann hier nicht beabsichtigt werden, da solches heutzutage zu einem Eingehen auf die Gründe nöthigen würde, welche die moderne Chemie zur Annahme von Molekülverbindungen veranlasste. Ein so vorbereiteter Boden war freilich Nägeli nicht geboten, der, bevor Molekülverbindungen in der Chemie zur Geltung gekommen waren, in sehr scharfsinniger Weise zunächst aus den Quellungs- und Wachsthumserscheinungen der Stärkekörner den micellaren Aufbau ableitete. Die späterhin von Nägeli auch in Betracht gezogenen optischen Eigenschaften haben mehr Bedeutung für die Kenntniss der Gestaltung und Anordnung der Micellen als für Begründung der Micell-Hypothese.

Die concentrische Schichtung an Stärkekörnern, die Schichtung und Streifung an Zellhäuten, sowie die Schichtung an Proteinkrystalloiden ist, wie Nägeli erkannte, durch den Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Partien bedingt. Wenn nun aber die constituirenden Theilchen aus gleicher Substanz gebildet sind, so müssen in den wasserreichen Partien kleinere, in den wasserärmern Partien grössere Micellen vorliegen. Diese Schlussfolgerung ergibt sich, undurchdringliche Micellen vorausgesetzt, gleichviel ob man annimmt, die wasseranziehende Kraft hänge von der Masse oder nur von der Oberfläche der Micellen ab. Die Thatsache der begrenzten Wassereinlagerung fordert aber ohne weiteres, dass die von den Micellen auf Wasser ausgeübte Anziehung höheren Potenzen der Entfernung umgekehrt proportional ist, als die Anziehung der Micellen unter sich. Umgekehrt folgt aus dem ungleichen Wassergehalt der aus gleicher Substanz gebildeten Schichten, dass die kleinsten Theile an Grösse verschieden sind und demgemäss nicht die Moleküle selbst, sondern aus diesen componirte Aggregate sein müssen.

In obiger Argumentation liegen die Fundamente für Nägeli's Theorie, welche mit allen Thatsachen in Einklang steht, welche über das Wachsen durch Intussusception, über die Quellungserscheinungen, sowie über das Verhalten gegen polarisirtes Licht bekannt sind. So ist es leicht verständlich, warum wachsende Schichten wasserärmer werden, indem die Micellen sich vergrössern, oder wie eine Zersprengung der Stärkemicellen zur Folge hat, dass im Stärkekleister so sehr viel mehr Wasser gebunden wird. Die Uebertragung dieser Theorie auf das Protoplasma ist mit Rücksicht auf dessen begrenzte Quellungsfähigkeit, die micellar aufgebauten Krystalloide und die colloidale Eigenschaft der Eiweissstoffe gerechtfertigt und findet ausserdem eine Stütze in den später zu erörternden diosmotischen Eigenschaften der die Peripherie des Protoplasmas bildenden Zone.

---

1) Literaturangaben in Pfeffer, Osmot. Untersuchungen, 1877, p. 33. — Für feste Körper vergl. auch A. Knop, System der Anorganographie, 1876, p. XVI.

Ein Zusammenhalt der Micellen ist für die begrenzt quellungsfähige Substanz eine unerlässliche Bedingung und eine Neigung zu solcher Verkettung scheint, wie Nägeli [1]) annimmt, auch noch in Lösungen colloidaler Körper häufig die Existenz von Verbänden zu erzielen, welche aus einer grösseren oder kleineren Anzahl Micellen componirt sind. Durch eine kettenförmige Aneinanderreihung von Micellen und eine Vereinigung dieser Micellverbände zu einem Maschenwerk, in welchem Wasser eingeschlossen gehalten wird, dürfte es nach unserm Autor erreicht werden, dass mit wenig Substanz und viel Wasser, wie z. B. beim Leim, ein wenn auch weicher, so doch bis zu einem gewissen Grade consistenter Körper gebildet wird.

Warum eine Zertrümmerung der Micellen die Quellungsfähigkeit eines Körpers steigern muss, ist im näheren bei Nägeli [2]) nachzusehen. Uebrigens ist es ohne weiteres einleuchtend, dass mit Vermehrung der Oberfläche die wasserbindende Kraft steigen muss, sowohl wenn eine Flächenkraft wirksam ist, als auch dann, wenn die ja unter allen Umständen mit der Entfernung schnell abnehmende Anziehungskraft zum Wasser eine Funktion der Masse eines Micells ist. Beruht aber der ungleiche Wassergehalt in einem Körper nur auf dem Grössenunterschied der Micellen, so muss dieser unter Umständen sehr erheblich sein. So schwankt der Wassergehalt in den verschiedenen Schichten eines völlig gequollenen Stärkekornes oft zwischen 14 und 70 Procent, und hiernach würde ein Micell in den wasserarmen Schichten ein ungefähr 1000 mal so grosses Volumen einnehmen als in den wasserreichsten Partien. Noch weit ansehnlicher müsste der Unterschied ausfallen, wenn eine Zersprengung der Micellen die Ursache der vermehrten Wassereinlagerung wird, welche ein Stärkekorn beim Verkleistern auf das mehr als Hundertfache des bisherigen Volumens aufschwellen macht. (Nägeli l. c. p. 70.) Wir unterlassen hier auf die muthmassliche Grösse der intermicellaren Räume und der Micellen selbst einzugehen, da die auf Imbibition und Diosmose gelöster Körper, auf Molekularvolumen und andere theoretische Erwägung gebauten Schlüsse doch nur auf sehr hypothetischem Boden stehen.[3])

In die organisirten Gebilde müssen innerhalb der Pflanze unvermeidlich auch fremdartige Stoffe imbibirt werden, die theilweise durch Anziehungskräfte mehr oder weniger festgehalten oder auch als der Qualität nach verschiedene Micellen zwischen die bestehenden Micellen eingelagert werden. Es scheint sogar Regel, dass die organisirten Körper der Pflanze aus zwei oder drei ihrer chemischen Natur nach verschiedenen Arten von Micellen zusammengefügt sind [4]), ohne dass übrigens eine solche Composition zum Charakter der organisirten Substanz überhaupt gehört und z. B. in den aus einer Substanz künstlich dargestellten Krystalloiden [5]) und Niederschlagsmembranen nicht mehr zutrifft. Da aber solche künstlich erhaltenen organisirten Körper in allen wesentlichen Eigenschaften, auch den auf die Quellung bezüglichen, mit den in der Pflanze vorkommenden organisirten Körpern übereinstimmen, so muss die Wahrscheinlichkeit, dass in gegebenen Fällen die Unterschiede der Imbibitionsfähigkeit in Grössendifferenzen der Micellen gegeben sind, um so näher gelegt werden, obgleich es in jedem Einzelfalle eine Aufgabe sein wird, zu bestimmen, in wie weit auf den besagten Faktor oder auf andere Umstände die Ursache ungleicher Quellung fällt. Die Schichtung in Stärkekörnern und in Krystalloiden [6]), sowie in den aus Cellulose bestehenden Zellhäuten wird man im Allgemeinen geneigt sein, wenigstens zum Theil als eine Funktion ungleich grosser Micellen anzusprechen, obgleich auch hier die Kritik Ein-

1) Theorie der Gährung 1879, p. 102, 127.

2) Die Stärkekörner 1858, p. 333 und 345.

3) Vergl. Pfeffer, Osmot. Untersuchungen 1877, p. 43; Nägeli Theorie der Gährung 1879, p. 148; Rühlmann, Beiblätter zu Annalen der Physik u. Chemie 1879, Bd. III, p. 58.

4) Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl., p. 425.

5) Ueber Darstellung und Eigenschaften der Proteinkrystalloide vgl. Schmiedeberg Zeitschrift f. physiol. Chemie 1877, I, p. 205, und Schimper, Untersuch. über d. Proteinkrystalloide 1878. p. 60.

6) Vgl. Schimper l. c.

wände zu erheben vermag. Denn in den ungleich wasserreichen Schichten eines Stärkekornes bestehen auch chemische Unterschiede, welche man nicht genöthigt ist auf die Grösse der Micellen zu schieben. Bekanntlich ist der von Nägeli Granulose genannte Körper in den wasserreicheren Schichten in relativ grösserer Menge mit Cellulose vereint, als in den wasserärmeren Schichten, und ein demgemäss geschichtetes Celluloseskelet bleibt beim Behandeln der Stärkekörner mit Speichel oder mit etwas Salzsäure enthaltender Kochsalzlösung zurück [1]).

Ausser durch Zertrümmerung und Vergrösserung der Micellen oder durch Einlagerung neuer gleichartiger oder ungleichartiger Micellen kann die Quellungsfähigkeit organisirter Körper durch verschiedene andere Ursachen verändert werden, deren nähere Bestimmung in einem concreten Falle freilich schwierig oder auch unmöglich sein wird. Im Allgemeinen dürften als solche Ursachen zu nennen sein: Aufnahme von gelösten Stoffen oder anderen Flüssigkeiten in intermicellare Räume, festere Bindung von Körpern an der Oberfläche der Micellen und Aenderungen in der Struktur der Micellen durch innere oder äussere Einflüsse. Eine Aenderung letzterer Art ist ja bei Uebergang organisirter Körper in chemisch differente Substanzen immer anzunehmen, und ein schönes Beispiel, wo solches ohne Vernichtung der micellaren Struktur geschieht, bietet die durch Einwirkung von Salpetersäure entstehende Schiessbaumwolle (ein Salpetersaureäther der Cellulose), ein Fall, der noch dadurch interessanter ist, dass eine Rückverwandlung in reine Cellulosehaut unschwer auszuführen ist. In diesem Falle darf wohl eine Umlagerung der Atome in den das Micell constituirenden Molekülen angenommen werden, und überall, wo wirkliche chemische Verbindungen nach festen stöchiometrischen Verhältnissen entstehen, wird wenigstens ein Eindringen des sich verbindenden Körpers in das Micell erwartet werden können. In anderen Fällen, wie bei Fixation von Farbstoffen, von Jod u. s. w., wird man eher geneigt sein, mit Nägeli [2]) eine Bindung an der Oberfläche der Micellen anzunehmen. Allerdings wird auch schon eine solche Umhüllung, die gleichsam wie ein Panzer wirkt, die Quellungsfähigkeit modificiren können, wie das ja auch durch Aufnahme von ölartigen oder harzartigen Stoffen in intermicellare Räume geschieht.

Es wäre ein müssiges Unternehmen, hier noch weiter zu discutiren, in wie weit gewisse Stoffe innerhalb oder ausserhalb der Micellen in den organisirten Substanzen des Pflanzenkörpers vorkommen. Die Möglichkeit einer, ohne Vernichtung der Organisation ausführbaren Spaltung wird man übrigens, so gut wie für Schiessbaumwolle, auch anderweitig zugeben müssen, und wahrscheinlich spielen sogar dauernde Spaltungen von Micellen in dem lebensthätigen Protoplasma eine hervorragende Rolle. Auch dürften wohl manche der mit chemischen Mitteln den Zellhäuten entziehbaren Körper aus den Micellen selbst stammen, in denen sie in chemischer Verbindung festgehalten waren, und dieser Gedanke ist um so näher gelegt, als die Cellulose ja faktisch mit Alkalien und alkalischen Erden bestimmte Verbindungen eingeht.

Falls Wasser in die Constitution der Micellen eintritt, ist dieses in anderer Weise gebunden und deshalb wohl zu unterscheiden von dem Wasser, welches als umhüllende Sphäre der Micelle durch die von diesem einheitlichen Ganzen ausgehende Anziehungskraft festgehalten wird und mit Nägeli Adhäsionswasser, im Gegensatz zu jenem Constitutionswasser, genannt werden kann [3]). Dieses Constitutionswasser, obgleich wohl im Allgemeinen fester gebunden, wird doch unter Umständen so gut mit dem Trocknen entweichen können, wie das Krystallwasser vieler Krystalle, und eine Regeneration des früheren Zustandes mit Zutritt von Wasser ist, wenn auch nicht in jedem Falle nothwendig, so doch als möglich zuzugeben. In intermicellare Räume wird Wasser bei jeder Quellung aufgenommen, und das Wesen dieser bleibt unverändert, wenn durch gleichzeitige Wasseraufnahme in die Micellen selbst eine Complication herbeigeführt würde. Uebrigens muss es dahin gestellt bleiben, ob Micellen mit Constitutionswasser in den organisirten Körpern der Pflanzen vorkommen.

---

1) Näheres bei Sachsse, die Chemie u. Physiologie der Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 123.

2) C. Nägeli, Sitzungsber. d. Bair. Akad. 1862, Bd. 2, p. 280 u. Theorie d. Gährung 1879, p. 137.

3) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, p. 35. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung, 1879, p. 129.

Ueber Vorkommen und Gestaltung der von ungleichem Wassergehalt abhängigen Schichtungen und Streifungen können hier nur Andeutungen gegeben werden [1]). Eine mehr oder weniger deutliche Schichtung findet man bekanntlich in Stärkekörnern, sowie vielfach auf den Durchschnitten namentlich dickerer Zellhäute, und ausserdem hat auch A. F. W. Schimper [2]) an einigen Proteinkrystalloiden eine Schichtung nachgewiesen. Diese, sowie auch die Streifungen, welche bei Flächenaufsichten) nicht wenige Zellhäute bieten, sind entweder schon nach dem Einlegen in Wasser wahrzunehmen oder treten erst nach Behandlung der Objekte mit Kali, Schwefelsäure oder anderen Quellungsmitteln deutlich hervor. Ueberhaupt sind Schichtung und Streifung bei einem gewissen Quellungsgrade am deutlichsten, und somit können dieselben unter Umständen mit partieller Entziehung von Wasser am kenntlichsten werden [3]).

Vermöge der Schichtungen erscheinen bekanntlich Stärkekörner und Zellhäute aus concentrisch angeordneten Lamellen zusammengesetzt, während die Streifungen durch mit einander abwechselnde Lamellen ungleichen Wassergehaltes zu Stande kommen, welche im Allgemeinen auf der Aussenfläche und Innenfläche der Zellwand senkrecht stehen. Durchgehends findet man in der Zellhaut zwei sich durchschneidende Streifensysteme, nach deren Verlauf man 1) die gerade Streifung, 2) die schiefe Ringstreifung, 3) die Spiralstreifung unterscheiden kann, Typen, welche übrigens durch Uebergänge verknüpft werden. In den beiden ersten Typen sind die Lamellen Ringe, welche bei der geraden Streifung der Längsachse, resp. der Querachse der Zelle parallel laufen, bei der schiefen Ringstreifung gegen diese Achsen in irgend einem Winkel geneigt sind. Der Verlauf der Lamellen in der Spiralstreifung ist mit der Benennung gekennzeichnet, und sowohl in diesem Falle, wie bei schiefer Ringstreifung findet man sehr gewöhnlich eine schiefwinklige Durchschneidung der entgegengesetzt geneigten Streifensysteme.

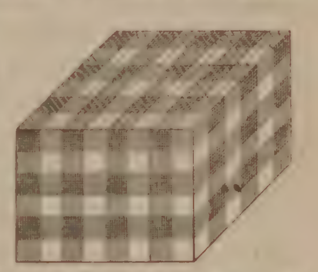


Fig. 2. Schematische Darstellung sich rechtwinklig durchschneidender Lamellen. Die dichten Lamellen sind durch Schraffirung gekennzeichnet. (Nach Nägeli.)

Die Schichten und Streifen durchschneiden sich wie Blätterdurchgänge eines Krystalles unter rechten oder schiefen Winkeln, und so ist denn die Zellhaut aus Würfeln oder Parallelepipeden ungleicher Dichte componirt, welche übrigens nur geringe Grösse haben, da nach Nägeli die Breite eines Streifens oder einer Schicht zwischen 0,12 und 1,5 Mikmm. liegt. (Fig. 2.) Die grösste Zahl der Dichte nach verschiedener Areolen, nämlich 8, wird natürlich dann erreicht, wenn alle drei Lamellensysteme in ihrem Wassergehalte verschieden sind. Es ergibt sich übrigens ohne Weiteres, durch welche Combination die wasserreichsten, resp. die wasserärmsten Areolen gebildet werden.

Schichtungen, sowie Streifungen verschwinden oder werden wenigstens undeutlich, wenn durch Austrocknen oder Einlegen in wasserentziehende Mittel der Quellungsunterschied aufgehoben oder vermindert wird. Doch kann ein gänzliches Aufheben der Sichtbarkeit nicht immer erwartet werden, indem z. B. in der Zellhaut die sich durchkreuzenden dichteren Lamellen ein Gebälke vorstellen, welches den eingeschlossenen wasserreichsten Areolen nicht gestattet, sich in dem Maasse zu verkleinern, wie es vermöge des Wasserverlustes angestrebt wird. Wie hier durch Austrocknen, entstehen auch ebenso häufig durch Quellung Spannungen, welche in organisirten Körpern überhaupt sehr verbreitet sind. Von solchen Spannungen in den Stärkekörnern gibt auch die Zerreissung im Schichtencentrum Zeugniss, welche sehr häufig beim Eintrocknen sich einstellt. Zugleich lässt sich hieraus ableiten, dass die Substanz im Innern des Stärkekornes die überhaupt wasserreichste ist, und da auch bei den Proteinkrystalloiden die äusseren Partien wasserärmer sind, so scheint ein derartiges Verhältniss in den organisirten Körpern gewöhnlich obzuwalten [4]).

1) Näheres C. Nägeli, Die Stärkekörner, 1858, p. 51, und namentlich: Ueber den inneren Bau der vegetab. Zellenmembran in Sitzungsber. d. Bair. Akad., 1864, I, p. 282 u. 1864, II, p. 114. Ferner Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, II. Aufl., p. 433 u. 532. Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 197.

2) Untersuchungen über die Proteinkrystalloide der Pflanzen. 1878, p. 47.

3) Hofmeister l. c., p. 108.

4) Nägeli, Stärkekörner, p. 51, u. Ueber die Krystalloide der Paranuss, in Sitzungsber. d. Bair. Akad., 1862, II, p. 139.

Gestalt der Micellen.

§ 3. Die Quellungsgrösse, sowie die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes ist in vielen organisirten Gebilden nach 2 oder nach 3 Dimensionen von ungleichem Werthe. Da nun aber im Allgemeinen alle physikalischen Eigenschaften nach den räumlichen Richtungen einen Unterschied bieten, sobald ein solcher für eine physikalische Eigenschaft besteht, so dürfen wir Derartiges auch in organisirten Körpern erwarten, und soweit Erfahrungen ein Urtheil gestatten, findet diese Voraussetzung Bestätigung. Doch wurden bisher Elastizität, Festigkeit, Fortpflanzung von Wärme, Elektrizität, Schall u. s. w. in organisirten Körpern nicht in dem Masse kritisch untersucht, wie die Quellungserscheinungen und das optische Verhalten, aus denen Nägeli hinsichtlich der Molekularstruktur weitere Schlussfolgerungen zu ziehen vermochte. Der Werth einer tiefern Einsicht in den Aufbau organisirter Gebilde wird aber um so höher steigen, je mehr der Physiologie es gelingt, Wachsthum und überhaupt Vorgänge im Organismus aus ihren Ursachen zu erklären und somit auch den Antheil zu bemessen, welcher auf die Eigenschaften der organisirten Körperbestandtheile fällt.

Die von den constituirenden Theilchen ausgehenden molekularen Kräfte, sowie die Dichtigkeit des Aethers, sind somit, wie die Erfahrung lehrt, nach 2 oder 3 Richtungen ungleich und auf Grund des micellaren Aufbaues und weiterer daran anknüpfender Erwägungen dürfen wir mit Nägeli den Micellen im Allgemeinen eine krystallinische oder polyedrische Gestalt zuschreiben. Doch müssen wir wohl beachten, dass auch bei Kugelgestalt der Micellen, sofern deren innere Struktur krystallinisch ist, Cohäsion und Dichte des Aethers in Richtung der Achsen verschieden ausfallen kann, so gut wie in einer aus Kalkspath gedrehten Kugel.

Der zu unserer Wahrnehmung gelangende Effekt ist die Resultante aus den Einzelwirkungen der Micellen, und wenn die homologen Achsen dieser gleich gerichtet sind, ist maximale Wirkung zu erwarten. Diese wird bei jeder anderen Orientirung abgeschwächt, und bei entsprechender unbestimmter Orientirung können Quellung und optische Wirkung allseitig gleich gefunden werden, wenn auch in den Micellen selbst die molekularen Kräfte und die Aetherdichte noch so ungleichen Werth in Richtung der Achsen haben.[1] Dieserhalb und weil ausserdem krystallinische Körper nicht unter allen Umständen ungleichwerthige Achsen haben, können wir die Unmöglichkeit krystallinischer Micellen nicht da behaupten, wo der Wahrnehmung zugängliche physikalische Eigenschaften einen Rückschluss nicht gestatten, dürfen aber auch nicht ohne weiteres die Micellen als nicht krystallinisch ansprechen. So müssen wir es dahin gestellt sein lassen, ob z. B. jugendliche Zellhäute, amorphe Proteinkörner und das Protoplasma krystallinische Micellen besitzen, und wenn solches auf Grund der Eigenschaften älterer Zellhäute und der Proteinkrystalloide wahrscheinlich dünken muss, so hat doch ein solcher Analogieschluss keine zwingende Nothwendigkeit.

---

1) Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl. p. 333 u. 355.

Die Eigenschaften eines Körpers zeigen aber oft nicht ungetrübt die in den constituirenden Theilen selbst bestehenden Wirkungen an, weil jene unvermeidlich die Resultante sind aus den Eigenschaften, welche direkt aus dem Verbande der Micellen entspringen, und den Abweichungen, welche Spannungsverhältnisse zwischen den mit einander vereinigten Schichten erzielen. So wird ja u. a. ein in bestimmter Richtung gedehnter Körper nunmehr in dieser Richtung geringere Festigkeit zeigen, und die Wassereinlagerung muss durch solche Dehnung unterstützt werden. Thatsächlich bringen Quellung und Wachsthum in organisirten Körpern sehr gewöhnlich Schichtenspannungen hervor, doch führte die Erwägung aller Verhältnisse Nägeli zu dem oben schon mitgetheilten Schlusse, dass die in Richtung zweier oder dreier Achsen bestehenden Differenzen der Quellung und der optischen Eigenschaften, in gegebenen Fällen wenigstens, ganz wesentlich auf den unmittelbar von den Micellen ausgehenden Wirkungen beruhen, und diese als krystallinische oder wenigstens polyedrische Körper anzusehen sind.

Wo krystallinische Micellen nach den physikalischen Eigenschaften eines Körpers anzunehmen sind, dürften doch nach verschiedenen von Nägeli beobachteten Thatsachen die homologen Achsen nicht immer ganz gleichförmig gerichtet sein und auch zuweilen mit Quellung gewisse Verschiebungen erleiden. Eine regelmässige Anordnung der Micellachsen ist zunächst in den Krystalloiden zu erwarten, deren Krystallform vermuthlich mit derjenigen der Micellen übereinstimmt, und in denen die Achsen der Micellen parallel mit den Achsen des Krystalles sein dürften. In den concentrisch geschichteten Stärkekörnern steht eine Achse radial, während die beiden andern Achsen Tangenten des bezüglichen Flächenelementes der Schichtung sind. In Zellhäuten ist eine Achse senkrecht gegen die Hautfläche gerichtet, während die zwei übrigen Achsen mit der Fläche eines ausgebreiteten Zellhautstückes parallel verlaufen und im Allgemeinen wohl in ähnlichem Winkel wie die Streifungen gegeneinander geneigt sind.[1])

Die optischen Achsen des Elastizitätsellipsoides fallen nur da mit den geometrischen Achsen zusammen, wo diese sich rechtwinklig schneiden, also in manchen Zellhäuten, deren Streifungen senkrecht aufeinander stehen, und in den dem regulären System zugehörigen Krystalloiden. Abgesehen von diesen letzteren, welche Nägeli nicht untersuchte, fand unser Autor für die optisch wirksamen Elemente, analog wie in zweiachsigen Krystallen, drei verschiedene optische Achsen. Dabei steht gewöhnlich entweder die Achse grösster oder geringster Elastizität senkrecht zu den Schichtungen eines Stärkekornes oder einer Zellhaut, während die übrigen zwei Achsen, in gleichem Sinne wie die geometrischen Achsen, bezügliche Tangenten sind.[2])

Zur Annahme krystallinischer Micellen kam Nägeli zunächst auf Grund von Erwägungen über gewisse Quellungserscheinungen an Stärkekörnern, um später dann auch aus dem Verhalten in polarisirtem Licht zu gleicher Schlussfolgerung zu gelangen.

---

1) Ueber die möglichen regelmässigen Anordnungsarten von Schwerpunkten der einen Körper constituirenden Theilchen vergl. die Arbeiten von L. Sohncke, Annalen d. Physik und Chem. 1867, Bd. 132, p. 75 und 1875, Ergänzungsband VII, p. 337. Eine kurze Skizze für Krystalle bei A. Knop, System d. Anorganographie 1876, p. 20.

2) Näheres hierüber u. Beispiele in Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. Aufl. p. 356.

Krystalloide. Mit gleichem Rechte, wie den constituirenden Theilchen von Krystallen krystallinische Struktur zugeschrieben wird, kommt solche auch den Krystalloiden zu, welche von jenen überhaupt nur durch ihre Quellungsfähigkeit abweichen und dieserhalb von Nägeli [1], welcher zuerst Licht in die physikalischen Eigenschaften der aus Proteinstoffen bestehenden Krystalloide brachte, mit besonderem Namen belegt wurden. Aus einer jüngeren Arbeit Schimper's [2] ergiebt sich aber in bestimmter Weise, dass für Dimensions- und Gestaltänderung der Krystalloide dieselben Gesetze gelten wie für Ausdehnung ächter Krystalle durch Wärme. [3] Demgemäss quellen denn auch die regulären Krystalloide des Samens von Ricinus communis nach allen Richtungen in gleichem Verhältniss, während in den einachsigen Krystalloiden des Samens von Musa Hilii, Bertholletia excelsa u. a. die Hauptachse die Achse des grössten oder des kleinsten Quellungscoefficienten ist. In diesem Falle ändern sich mit der Quellung an den zur Hauptachse geneigten Flächen die Lage, sowie die ebenen und körperlichen Winkel, während die zur Hauptachse senkrechten oder parallelen Flächen ihre Lage unverändert bewahren. Die Grösse der Winkeländerung hängt von der Ausgiebigkeit der Quellung ab und kann wie diese sehr erheblich sein. So fand u. a. Schimper (l. c. p. 39), als die Quellung durch verdünnte Salzsäure sehr gesteigert wurde, den ebenen Polkantenwinkel der Rhomboederfläche an Paranuss-Krystalloiden von $60^0 1/_2$ auf $39^0 1/_2$ zurückgegangen. Näheres über das Verhalten der Krystalloide und den Einfluss verschiedener Agentien auf die Quellung ist in den citirten Schriften zu finden.

Stärke. Nach Nägeli's Erwägungen dürfte die grösste Achse der krystallinischen oder wenigstens polyedrischen Micellen der Stärkekörner radial gestellt sein. Wenn dem so ist, so wird die als Funktion der Masse wirkende Anziehungskraft der Micellen diese, wie ausführlich bei Nägeli [4] demonstrirt ist, in Richtung der grossen Achse am meisten gegenseitig nähern, und somit vermag eine grössere Menge Imbibitionswasser in tangentialer als in radialer Richtung eingelagert zu werden. Entsprechend dem mit dem Austrocknen in tangentialer Richtung grösseren Wasserverlust entstehen beim Austrocknen sehr gewöhnlich radiale, die Schichten durchsetzende Risse.

Weiter schloss Nägeli [5] auf polyedrische Gestalt der Micellen aus dem Wassergehalt der dichtesten Stärkeschichten, welcher 14 Proc. und vielleicht zuweilen noch weniger beträgt, während gleichgrosse Kugeln bei günstigster Aneinanderlagerung 26 Proc. Hohlraum zwischen sich lassen würden. Da nun im trocknen, wie im imbibirten Stärkekorn zwischen den Micellen keine lufterfüllten Räume bestehen, so würden die Micellen keine Kugelgestalt besitzen können, wenn sie in ihrer Grösse übereinstimmen. Letzteres ist nun freilich nicht zu erweisen, und so kann diese Argumentation nur dazu dienen, die polyedrische Gestalt wahrscheinlich zu machen, wie auch aus der Rissbildung kein ganz zwingender Schluss abzuleiten ist, weil auf diese auch anderweitige Spannungs- und Cohäsionsverhältnisse Einfluss haben werden. [6] Uebrigens wurde die polyedrische Gestalt der Micellen von Nägeli auch noch aus Erwägungen über das Wachsthum der Stärke wahrscheinlich gemacht.

Zellhäute. An Zellhäuten haben die Spannungsverhältnisse zwischen den mit einander vereinigten Schichten einen erheblichen Einfluss auf das Resultat der Quellung, doch wurde von Nägeli auch für diese dargethan, dass vielfach die Molekularstruktur eine ungleiche Wassereinlagerung nach verschiedenen Richtungen bedingt. Indem ich auf die Arbeiten Nägeli's [7] verweise, beschränke ich mich auf einige kurze Angaben.

Bekanntlich verkürzen sich Hanfseile beim Befeuchten, und noch auffallender wird die Verkürzung der Bastzellen des Hanfes, des Leins, der Chinarinde, wenn die Quellung durch verdünnte Schwefelsäure gesteigert wird. Es rührt diese Verkürzung von einer Verdickung der Bastzellen her, wobei endlich das kaum quellungsfähige Cuticulahäutchen in Flocken oder Bänder zerrissen wird. Zugleich werden die Spiralstreifen absolut länger, ihre Windungen

1) Die Proteinkrystalloide der Paranuss, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, II. p. 120.
2) Unters. über die Proteinkrystalloide d. Pflanzen. Strassburg, 1878, 34 Dissertation.
3) Vergl. P. Groth, Physikalische Krystallographie, 1876, p. 183.
4) Die Stärkekörner, 1858, p. 56, 334, 353.
5) L. c. p. 352.
6) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop. II. Aufl. p. 429.
7) Sitzungsb. der Bair. Akad. 1864, II. p. 114.

aber weniger steil, indem jede einzelne Zellhautschicht kürzer und dicker wird. Die Volumzunahme der einzelnen concentrischen Lamellen ist ungefähr gleich gross oder nur wenig beträchtlicher bei den inneren. Dabei haben alle Lamellen das Bestreben, stärker in in die Dicke als in die Fläche aufzuquellen. Während aber bei den äusseren Lamellen die angestrebte Verdickung relativ sehr ansehnlich ist, vermindert sich der Gegensatz zwischen Dicken- und Flächenwachsthum um so mehr, je weiter nach innen eine Lamelle gelegen ist. Man sieht leicht ein, wie hier Spannungen entstehen, welche vielfach ein Zerreissen von Schichten herbeiführen, und ebenso ist einleuchtend, wie und warum Drehungen in den cylindrischen Bastzellen zu Stande kommen. Solche Drehungen und Windungen werden übrigens vielfach beim Aufquellen oder beim Schrumpfen cylindrischer Zellen, u. a. auch beim Aufquellen von Baumwollenfasern in Schwefelsäure beobachtet. Die Mechanik dieser Drehungen findet man bei Cramer[1], sowie bei Nägeli und Schwendener[2]) behandelt.

Flächenstücke von Membranen zeigen übrigens nicht allzuselten eine erheblichere Einlagerung von Flüssigkeit in der Querrichtung als in der Längsrichtung der Zelle. So fand Nägeli[2] ausgebreitete kleine viereckige Membranstücke von Chamaedoris annulata sich mehr in transversaler Richtung ausdehnen, als dieselben nach dem Austrocknen mit Wasser befeuchtet wurden, und Hofmeister[3]) erhielt entsprechende Resultate, als er geöffnete Zellen von Nitella mucronata, Cladophora fracta u. s. w. in Wasser und in wasserentziehender Zuckerlösung auf ihre Dimensionsänderung in Quer- und Längsrichtung prüfte. In solchen Fällen dürften also aus den bei Stärkekörnern angeführten Gründen die Durchmesser der Micellen in der Längsrichtung erheblicher als in transversaler, mit dem Lauf der Schichtungen zusammenfallender Richtung sein.

Polarisationserscheinungen. Das Verhalten pflanzlicher Zellhäute und anderer organisirter Gebilde im polarisirten Licht war zwar zum Theil schon länger bekannt, wurde aber erst von Nägeli kritisch gewürdigt und zu Schlussfolgerungen über die Molekularstruktur verwandt. Mit einem kurzen Hinweis auf die Resultate kann ich mich um so mehr begnügen, als eine ausführliche Darstellung von Nägeli und Schwendener[4] gegeben ist, und von diesen auch die Erscheinungen und Ursachen der Doppelbrechung behandelt sind, welche hier als bekannt vorausgesetzt werden müssen.

Die optische Wirkung in organisirten Körpern muss nach Nägeli von den einzelnen Micellen und ihrer Anordnung, nicht aber von Schichtenspannungen herrühren, weil auch winzige Fragmente von Zellhäuten in gleicher Weise wie vor der Abtrennung wirksam sind, und weit gehende Dehnungen und Beugungen an Zellhäuten die Doppelbrechung nicht merklich beeinflussen, während dieses an einem Glasfaden durch Druck oder Zug in sehr auffallender Weise geschieht. Schon die Dilatation eines Glasfadens um $^1/_{10}$ Procent genügt, um eine Interferenzfarbe merklich zu modificiren, während die imbibirte Membran einer Caulerpa keine optischen Aenderungen im polarisirten Lichte zeigte, als sie durch Biegen und Falten derartig auseinandergezogen und verkürzt wurde, dass die Differenz zwischen den erzielten Extremen einer Verlängerung von 42 Proc. oder einer Verkürzung von 30 Proc. gleichkam. Damit werden die Distanzen zwischen einzelnen Micellen mehr oder weniger erweitert oder verengert, und das Imbibitionswasser muss entsprechende Umlagerungen erfahren, z. B. theilweise aus der comprimirten concaven Seite einer gebogenen Zellhaut auf die ausgedehnte Convexseite überwandern, doch ändern sich die optischen Eigenschaften nicht, weil die Micellen selbst, die wie ein winziger Krystall wirken, unverändert bleiben und auch ihre relative Lage im wesentlichen bewahren. Um ein anschauliches Bild zu gewinnen, denke man sich eine Membran aus kleineren mit ihren homologen Achsen parallel gerichteten Krystallen hergestellt, welche durch elastische und stets isotrop bleibende Bänder verbunden wurden, so wird man auch diese ohne erhebliche

---

1) Pflanzenphysiol. Untersuchungen von Nägeli und Cramer, 1855, III, p. 28.
2) Mikroskop. II. Aufl. p. 408.
3) Pflanzenzelle, 1867, p. 224.
4) Mikroskop. II. Aufl. p. 299, — Nägeli's Arbeiten finden sich: Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1862, I, p. 290 und Beiträge zur wiss. Botanik 1863, Heft 3, p. 1. — Ueber Doppelbrechung in Proteinkrystalloiden vergl. die mehrfach citirten Arbeiten von Nägeli und Schimper.

Aenderung der doppeltbrechenden Eigenschaft biegen und strecken können, sofern die Achsen der Kryställchen ihre gegenseitige Orientirung bewahren.

Einen gewissen Einfluss wird freilich die Quellung auf die Doppelbrechung ausüben müssen, schon deshalb, weil die Anordnung der Micellen wohl öfters eine gewisse Verschiebung erleidet. In der That hat Nägeli constatirt, dass Membranen durch stärkere Quellung gewöhnlich in geringerem Grade doppeltbrechend werden, doch ist die Wirkung auf polarisirtes Licht in manchen Fällen am erheblichsten bei einem gewissen Quellungsgrade. An manchen trockenen Zellhäuten fand Hofmeister[1], an einzelnen trockenen Krystalloiden fand Schimper[2] die Doppelbrechung schwächer im trockenen als im imbibirten Zustand. Weil aber in Zellhäuten mit zunehmender Quellung die Schichtenspannung gewöhnlich steigt, während die Doppelbrechung öfters erheblich abnimmt, konnte Nägeli auch dieserhalb folgern, dass Spannungsverhältnisse in den Membranen die wesentliche Ursache der Doppelbrechung nicht sein können. Eine gewisse Wirkung werden ja freilich die Schichtenspannungen wohl haben, und die wirklich beobachtete Doppelbrechung wird unter Umständen zum Theil in den Micellen und ihren Anordnungen, zum Theil in Spannungsverhältnissen begrundet sein. Nach Nägeli's Argumentationen kann aber die Doppelbrechung der organisirten Körper nicht allein aus Schichtenspannung hervorgehen, wie früher M. Schultze und neuerdings N. J. C. Müller[3] behauptete.

Die Annahme Hofmeister's[4]: »Die optische Wirkung werde beim Durchgang des Lichtes durch organisirte Körper in analoger Weise erzielt, wie beim Durchgang von Lichtstrahlen durch enge Spalten mit spiegelnden Flächen«, kann hier nicht näher discutirt werden. Die Uebereinstimmung zwischen Krystallen und Krystalloiden kann übrigens keinen Zweifel über gleiche doppeltbrechende Ursachen in beiden Fällen lassen, und Hofmeister's Theorie verliert überhaupt ihren eigentlichen Boden damit, dass auch nicht geschichtete organisirte Körper doppeltbrechend sind, und die angenommene Reflexion an den Flächen der Micellen selbst gesucht werden müsste.

Anderweitige physikalische Eigenschaften sind bis dahin nicht verwandt, um Schlüsse auf die Molekularstruktur und die Gestalt der Micellen abzuleiten. Die Untersuchungen aber, welche über Fortpflanzung von Wärme, Elektrizität, Schall, sowie über Ausdehnung durch Wärme, über Elastizität und Festigkeit vorliegen, sind zum guten Theil mit Gewebecomplexen, zumeist mit Hölzern angestellt und lehren deshalb die Eigenschaften eines einzelnen Zellwandstückes nicht mit Sicherheit kennen, da ja einmal nur eine Resultante gemessen wurde, und vermöge der Gestaltung der Elementarorgane und ihrer Vereinigung longitudinale und transversale Richtung der Elemente und des Ganzen nicht immer gleichen Werth haben. Auch sind Hölzer öfters nur im getrockneten Zustand geprüft worden, und wenn solche nach Imbibition mit Wasser zur Untersuchung verwandt wurden, bleibt es noch zweifelhaft, ob nicht die Molekularstruktur durch das Austrocknen eine Aenderung erfahren hatte. Unter solchen Umständen erlauben die vorliegenden Thatsachen zumeist kein sicheres Urtheil, in wie weit die verschiedenen physikalischen Eigenschaften miteinander harmoniren.

Getrocknete Hölzer ergeben sowohl für Aufquellen durch Wasser als für Ausdehnung durch Wärme parallel mit der Längsachse des Stammes kleinere Ausdehnungscoefficienten als in der Richtung des Radius eines Stammquerschnittes[5]. Immerhin wird hiernach nicht gerade unwahrscheinlich sein, dass die Ausdehnungsunterschiede in beiden Fällen wenigstens theilweise in der Molekularstruktur der Zellwände begründet sind, da ja ohnehin für die Wandung der Bastzellen, und auch mancher anderer verdickter Zellen, die Quellung in radialer Richtung, gegenüber der in longitudinaler Richtung, bevorzugt gefunden wurde.

Während die Ausdehnung im Holze erheblicher in transversaler Richtung ausfällt, wird dagegen die Wärme, sowie auch Elektrizität und Schall besser in longitudinaler Richtung

1) Pflanzenzelle 1867, p. 346.
2) L. c., p. 45.
3) Bot. Unters. Bd. I, Heft IV (1875), p. 134.
4) Pflanzenzelle 1867, p. 351.
5) Die Literatur wird bei Behandlung der Spannungsverhältnisse in der Pflanze mitgetheilt.

fortgepflanzt und ebenso ist die Fortbewegung von Wasser in imbibirtem Holze[1] augenscheinlich in dieser Richtung begünstigt. Für die Fortpflanzung der Wärme ergeben sich, wie aus den im Kap. Wärmebildung mitzutheilenden Arbeiten hervorgeht, sowohl im feuchten, wie im trockenen Zustand grössere Coefficienten für die Längsrichtung, und Gleiches fand E. Villari[2]) für die Fortpflanzung der Elektrizität, für welche übrigens trockenes Holz bekanntlich ein schlechter, feuchtes ein guter Leiter ist. Die Coefficienten fallen natürlich verschieden für trockenen und feuchten Zustand aus und sind für verschiedene Hölzer spezifisch different. Es gilt dieses ebenso für die Fortpflanzung des Schalles, welche nach Savart[3]) gleichfalls in longitudinaler Richtung bevorzugt ist.

Die Wärme scheint übrigens auch in der Wandsubstanz der Bastzellen, nach Versuchen Wiesner's[4]), besser in der Längsrichtung dieser Fasern als in der dazu senkrechten Tangentialrichtung fortgeleitet zu werden. Als nämlich Wiesner nach Senarmont's Methode verfuhr, d. h. Bastzellen der Linde und einiger anderer Pflanzen mit einer Wachsschicht überzog und die durch Einstechen einer heissen Nadel erzielte Schmelzung beobachtete, ergab sich, dass die geschmolzene Fläche eine Ellipse war, deren grosse Achse mit der Längsachse der Fasern zusammenfiel. Das Verhältniss dieser Achsen, und damit der bezüglichen Leitungsfähigkeit, wurde zwischen 4 : 3 bis zu 5 : 3 gefunden.

Die Dehnbarkeit der Zellhäute ist im imbibirten Zustand in den bei einer Reizbewegung sich verkürzenden Parenchymzellen der Cynareenstaubfäden nach meinen Beobachtungen[5]) offenbar ansehnlicher in longitudinaler als in der hierzu senkrechten tangentialen Richtung, während nach den Beobachtungen von de Vries[6]) in den Parenchymzellen der Wurzeln gerade das Umgekehrte zutrifft. Ausserdem fehlt es an Beobachtungen, welche einen Einblick in die Elastizitäts- und Festigkeitsverhältnisse nach verschiedenen Richtungen zu geben vermöchten.

Die Mechanik der Quellung.

§ 4. Damit ein Körper unter Volumzunahme eine begrenzte Menge Wasser (oder auch eine andere Flüssigkeit) aufnimmt, also quellungsfähig ist, muss nothwendig die Anziehungskraft zwischen Substanz und Wasser (B) in einem schnelleren Verhältniss abnehmen, also höheren Potenzen der Entfernung (D) umgekehrt proportional sein, als die Anziehungskraft zwischen den auseinander getriebenen Substanztheilchen (A). Für den Zustand des Gleichgewichtes, das Quellungsmaximum, hat man also $\frac{B}{D^{p+q}} = \frac{A}{D^p}$ als allgemeinsten Ausdruck[7]), in dem Anziehungskraft und Exponenten natürlich unbestimmt sind und verwickelte Grössen sein können. Diese allgemeinen Bedingungen sind unabhängig von einer bestimmten Hypothese über Molekularstruktur und gelten, gleichviel ob das Wasser nur zwischen Micellen dringt oder die Moleküle eines Körpers auseinandertreibt oder auch Micellverbände sich constituirten, welche, als einheitliches Ganze wirkend, sich mit einer Wassersphäre umgeben. Im Folgenden wird übrigens die micellare Hypothese zu Grunde gelegt werden.

Wie und warum bis zur Berührung genäherte Kugeln durch eindringendes Wasser, sofern dieses nur mit genügender Kraft angezogen wird, gleichsam wie durch einen Keil, jedoch (unter obigen für die begrenzte Quellung unerläss-

---

1) Die Thatsachen sind im Kap. Wasserbewegung mitgetheilt.
2) Annal. d. Physik und Chemie 1868, Bd. 133, p. 418.
3) Annales d. Chim. et de Physique 1829, Bd. 40, p. 113.
4) Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873, p. 292.
5) Pfeffer, Physiolog. Untersuchungen 1873, p. 106.
6) Landwirthschaftl. Jahrbücher 1880, Bd. IX, p. 78 u. Botan. Zeitung 1879, p. 650.
7) Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 332.

lichen Voraussetzungen) nur bis zu einem gewissen Grad auseinandergetrieben werden, ist auch ohne nähere Entwicklung des mechanischen Problemes leicht einzusehen. Die in lebendige Kraft übergehende Spannkraft zwischen Wasser und Substanz entspricht einem mechanischen Aequivalente, welches nicht nur genügend ist, so gewaltige Arbeit zu leisten, wie sie zum Auseinandertreiben der unter Umständen sich mächtig anziehenden Micellen nöthig ist, sondern das ausserdem noch eine Erwärmung des aufgequollenen Körpers zu erzielen vermag. Die Wärmebildung durch den Anprall des Wassers gegen die Micellen und die Verdichtung des Wassers an der Oberfläche der Micellen ist eben ansehnlicher als die Wärmebindung in anderen mit der Quellung verbundenen Vorgängen.

In der Wassersphäre, welche eine Micelle umkleidet, ist (da ja die überhaupt nur auf sehr kleine Distanzen wirkende Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung sehr schnell abnimmt) in den concentrischen Wasserschichten die Verdichtung und die Beweglichkeit des Wassers sehr verschieden, und diese erreichen natürlich unmittelbar an der Oberfläche der Micelle ihren grössten, resp. geringsten Werth. Deshalb kann auch ein trockener organisirter Körper selbst aus feuchter Luft etwas Wasser condensiren und überhaupt solches noch unter Bedingungen aufnehmen, unter denen ein bis zu einem gewissen Grade gequollener Körper weitere Wassermengen nicht mehr einzulagern vermag. Es muss aber nicht nothwendig alles in einen quellenden Körper eindringende Wasser innerhalb der attraktiven Wirkungssphäre der Micellen liegen, denn so gut wie eine bis zum Verschwinden des Lumens collabirte Zelle mit Wasserzufuhr zu der frühern Form zurückzukehren und Wasser in den so entstehenden Binnenraum aufzunehmen vermag, werden auch mit dem Quellen, unter gegebenen Verhältnissen, Räume zwischen den Micellen entstehen können, welche z. Th. ausserhalb des Bereiches der Wirkungssphäre der von den Micellen ausgehenden Anziehungskraft liegen. Solches ist u. a. geradezu wahrscheinlich, wenn wir mit Nägeli die Eigenschaft mancher Körper, trotz sehr geringem Gehalt an fester Substanz immerhin consistente Gallerten zu bilden, dadurch erklären, dass zu Ketten vereinigte Micellen ein Maschenwerk als Gerüst bilden. Das ausserhalb des Bereiches der von der festen Substanz ausgehenden Molekularkräfte liegende, aber doch in capillaren Räumen festgehaltene Wasser kann man capillares Imbibitionswasser nennen, im Gegensatz zu dem molekularen Imbibitionswasser, worunter allgemein das durch Molekularkräfte festgehaltene Wasser verstanden sein mag[1]. Je nachdem letzteres in den Micellen selbst enthalten ist oder ausserhalb derselben sich befindet, wurde es von Nägeli[2]) als Constitutionswasser, resp. Adhäsionswasser unterschieden. Uebrigens kann auch das in engen Capillaren befindliche Wasser immer noch mit sehr erheblicher Kraft in dem imbibirten Körper festgehalten werden.

Da in einem feinporösen unorganisirten Körper gleichfalls Adhäsionswasser und capillares Imbibitionswasser unterschieden werden muss, so liegt der Unterschied zwischen unorganisirten und organisirten Körpern nicht in der Art

1) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, p. 39.
2) Theorie der Gährung 1879, p. 137.

und Weise, wie das Wasser festgehalten wird, sondern in dem ungleichen Verhalten beim Eindringen des Wassers. In den organisirten Körpern werden die constituirenden Theilchen von dem eindringenden Wasser auseinander getrieben, und die Wasser aufnehmenden Zwischenräume bleiben nur unter constanten Bedingungen unverändert, während in unorganisirten Körpern die Wasser aufnehmenden Räume präformirt sind und bei Wasseraufnahme und Wasserabgabe unverändert bleiben. Indem ich unter Imbibition sowohl das Eindringen von Wasser in organisirte, als auch in feinporöse unorganisirte Körper verstehe, nehme ich dieses Wort in dem umfassenden Sinne, wie es, abgesehen von einigen Botanikern, die es auf Quellungsimbibition beschränkten, wohl allgemein angewandt ist.

Während in trockenen unorganisirten Körpern nothwendig luftführende Räume vorhanden sein müssen, in welche unter Verdrängung der Luft das eindringende Wasser seinen Weg findet, gehen luftführende Räume den trockenen organisirten Körpern ab. Doch wenn auch zwischen Micellcomplexen der letzteren sich Luft einfinden sollte, so sind jene doch ebensowenig eine Bedingung für Imbibition, wie die durch Trocknen in Stärkekörnern sich bildenden Risse.

Sofern ein organisirter Körper in einer andern Flüssigkeit aufquillt, gilt im Princip Gleiches wie bei Imbibition von Wasser, doch ist die Quellungsgrösse nach Massgabe der attraktiven Wirkung zwischen Substanz und Flüssigkeit geregelt und nicht in allen Fällen reicht diese Anziehungskraft aus, um die Micellen überhaupt auseinanderzutreiben. So ist ja bekannt, wie trockene Zellhäute in Alkohol, Aether oder Schwefelkohlenstoff kein merkliches Aufquellen zeigen. Es ist auch leicht einzusehen, warum die Quellungsgrösse in wässrigen Lösungen anders ausfällt als in reinem Wasser, und warum Wasser und gelöster Körper in einem anderen Verhältniss imbibirt werden, als sie in Lösung geboten sind. Dringt ein gelöster Stoff überhaupt nicht ein — ein Fall, der für den Protoplasmakörper häufig zutrifft — so muss natürlich die Quellung geringer ausfallen als in reinem Wasser, da der Anziehungskraft zwischen diesem und den Micellen des organisirten Körpers die Attraktion zwischen dem gelösten Körper und dem Wasser entgegenwirkt. Gleiches gilt aber auch dann noch, wenn eine verdünntere Lösung imbibirt wird, wie das sehr häufig der Fall ist und in bekannter Weise durch Ausscheidung von Glaubersalzkrystallen demonstrirt werden kann, welche erfolgt, wenn trockene Thierblase in eine concentrirte Lösung des genannten Salzes gebracht wird [1]. Doch nicht immer wird Wasser in bevorzugter Weise imbibirt, wie u. a. die Aufspeicherung von Farbstoffen in Proteinkrystalloiden lehren kann, und bei Anwendung von Kautschouklamellen ist die begünstigte Imbibition von Alkohol eine bekannte Thatsache [2]. In allen diesen Fällen wird das Imbibitionswasser nicht eine Lösung gleicher, sondern mit der Entfernung von den Micellen veränderlicher Concentration sein, und bei überwiegender Verwandtschaft zum Wasser dürfte zunächst den Micellen eine weit verdünntere Lösung oder auch reines Wasser sich finden.

1) Einen andern Beweis lieferte Ludwig, Zeitschrift für rationelle Medicin von Henle und Pfeufer 1849, Bd. 8, p. 15. Vgl. auch Pfeffer, Osmotische Untersuchungen p. 40.

2) Ein anderes dahin gehöriges Beispiel vgl. Pfeffer, l. c. p. 58.

Mit diesem Hinweis auf die für Diosmose und damit zusammenhängende Vorgänge wichtigen Imbibitionsverhältnisse muss ich mich hier begnügen.

Eine Wärmebildung bei Imbibition von Wasser in organisirte und unorganisirte Körper wurde bereits durch Pouillet[1]) als ein verbreitetes Phänomen festgestellt und weiterhin mehrfach bestätigt. Von den mit organisirten Körpern ausgeführten Versuchen nenne ich hier die Experimente mit Stärkemehl, welche Jungk[2]) und Nägeli[3]) ausführten, sowie Reinke's[4]) Versuche mit Erbsenmehl und den Thallomen von Laminaria. Ein bestimmtes Maass für die aus dem Zusammentreffen mit Wasser gewonnene lebendige Kraft kann die Erwärmung organisirter Körper, auch wenn ihre spezifische Wärme in Rechnung gezogen wird, schon deshalb nicht abgeben, weil die zum Auseinanderdrängen der Micellen nöthige Arbeit ein ansehnliches Wärmeäquivalent in Anspruch nimmt. Immerhin ist aus der trotzdem erheblichen Erwärmung zu entnehmen, welche gewaltigen Anziehungskräfte zwischen Wasser und festem Korper wirksam sind. Während sich nach Joule Wasser nur um 0,03° C. erwärmt, wenn es durch einen Druck von 34,3 Atmosphären zusammengepresst wird, fand Nägeli eine Erwärmung um 11,6° C., als 40 Gramm ganz trockenes Weizenstärkemehl mit 40 Gramm Wasser, beide von der Temperatur 22° C., zusammengerührt wurden. Verdichtung und damit Erwärmung sind aber für die ersten aufgenommenen Wassermengen weit ansehnlicher, als für die folgende Wasseraufnahme, und nach Nägeli's Beobachtungen bedingt die Aufnahme der ersten 10,5 Gramm Wasser schon eine Erwärmung um 8,9° C., während die Zufuhr der folgenden 29,5 Gramm Wasser das Thermometer nur um 2,7° C. steigen machte. Als ein weiteres Beispiel seien Reinke's[5]) Versuche mit getrocknetem Erbsenmehl erwähnt, welches bei Zufuhr von 80 Proc. Wasser, mit Berucksichtigung der spezifischen Wärme, eine Temperaturerhohung erfuhr, entsprechend 1,354 Warmeeinheiten oder einem Arbeitswerth von 0,57 Kilogrammmeter für 1 Gramm angewandter trockener Substanz. Auch die bekanntlich mächtig aufquellenden Thallome von Laminaria ergeben nach Reinke's Beobachtungen eine Wärmebildung bei Aufnahme von Quellungswasser, sofern die in der Laminaria enthaltenen, in Wasser loslichen Stoffe entfernt sind, deren negative Losungswärme ausreichend ist, um eine Temperaturerniedrigung herbeizuführen, wenn unausgewaschene Laminaria zu den Quellungsversuchen verwandt wird.

Eine Verdichtung der imbibirten Flüssigkeit, welche nach der Erwärmung erwartet werden muss, wurde von Payer[6]) für Stärkekorner, von Reinke[7]) für aufquellende Thallome von Laminaria saccharina und Carraghen gefunden. Nach Reinke erleidet das Wasser, wenn Laminaria-Laub 230 Proc. Wasser imbibirt, eine Zusammendrückung um 0,2 Volumprocente, was einem mittleren Druck von ungefähr 45 Atmosphären entspricht. Bei den geringen Werthen, um die es sich hier dreht, und den mannigfachen Umständen, welche exakte Bestimmungen sehr schwierig machen, dürfen übrigens die bisherigen Befunde keinen Anspruch auf grosse Genauigkeit machen, und solches gilt auch für die Versuche Wilhelmy's[8]), welche eine Verdichtung adhärirender Flussigkeit an der Oberfläche fester unorganisirter Körper nachweisen sollen.

Die gewaltige lebendige Kraft, welche durch Imbibition von Wasser in organisirte — übrigens auch, wie Jamin's[9]) Experimente zeigen, in unorganisirte — Körper gewonnen wird, dient, wie schon bemerkt, theilweise dazu, beim Auseinanderdrängen der Micellen innere Arbeit und bei Ueberwindung von Widerständen, die einer Ausdehnung des quellenden Körpers entgegentreten, äussere Arbeit zu leisten. Welche mächtige Druckwirkun-

---

1) Annales d. chimie et d. physique 1822, Bd. 20, p. 160.
2) Annal. der Chemie und Physik 1865, Bd. 125, p. 129.
3) Theorie der Gährung 1879, p. 133.
4) Unters. ü. d. Quellung in Bot. Abhandlg. von Hanstein Bd. IV, Heft 1, 1879, p. 70.
5) L. c. p. 77.
6) Vgl. die Kritik dieser Versuche bei Nägeli, Stärkekörner 1858, p. 53.
7) L. c. p. 61 u. 132.
8) Annalen der Physik und Chemie 1864, Bd. 122, p. 12. — Nach Röntgen (dieselben Annalen 1878, N. F. Bd. 3, p. 321) und nach Schleiermacher (Ebenda 1879, Bd. 8, p. 52) sind die von Wilhelmy gewonnenen Resultate von zweifelhaftem Werthe.
9) Compt. rendus 1860, Bd. 50, p. 311.

gen aufquellende Körper erzeugen, können die durch quellendes Holz erzielten Effekte veranschaulichen. Die Druckkräfte, welche nöthig sind, um Volumzunahme eines organisirten Körpers bei Wasserzufuhr zu verhindern, können wenigstens ein Maass für die Kraft geben, mit der die Micellen eines quellenden Körpers auseinandergetrieben werden, und es ist nach dem über die Bindung des Wassers Gesagten klar, dass diese Kraft um so ansehnlicher ist, je trockener der organisirte Körper zur Verwendung kommt. Voraussichtlich würde öfters ein äusserer Druck von einigen hundert Atmosphären erforderlich sein, um bei Wasserzufuhr die Volumzunahme eines trockenen organisirten Körpers gänzlich zu verhindern; für Laminaria fand Reinke[1], entgegen einem Drucke von 40 Atmosphären eine immerhin noch erhebliche Quellung. Dem entsprechend kann aufgenommenes Quellungswasser überhaupt nur durch hohe Druckkraft ausgepresst werden, und um so höherer Druck muss angewandt werden, je weniger der organisirte Körper mit Wasser gesättigt ist. Um aus völlig gequollenem Laub von Laminaria etwas Wasser auszupressen, fand Reinke[2]) schon einen geringen Druck genügend, während bei 170 Proc. Wassergehalt ein Druck von 16 Atmosphären, bei 93 Proc. Wassergehalt bereits ein Druck von 200 Atmosphären nothwendig war.

Innerhalb der Pflanze sind Zellhäute, Protoplasma und andre organisirte Körper oft nicht unerheblichen Zug- und Druckspannungen ausgesetzt, welche natürlich allgemein einen gewissen Einfluss auf den Quellungszustand haben müssen. Dieser Einfluss ist sehr gewöhnlich nicht ansehnlich genug, um durch Volumänderungen bemerklich zu werden, doch quellen in manchen Algenfäden die inneren Schichten der Zellhaut gallertartig auf, wenn der von Protoplasma gegen sie ausgeübte Druck aufgehoben wird[3], und auch am Protoplasmakörper selbst lassen sich Volumänderungen als Folge von aussen wirkender Druckkräfte nachweisen.

Aenderung physikalischer Eigenschaften durch Quellung.

§ 5. Organisirte Körper weichen bekanntlich im getrockneten und imbibirten Zustand in ihren physikalischen Eigenschaften wesentlich von einander ab. Während gequollene Zellhäute geschmeidig sind, und das vom Wasser durchdrungene Protoplasma einen weichen Aggregatzustand besitzt, werden beide mit dem Verlust des Quellungswassers spröde und brüchig. Mehr oder weniger werden aber alle physikalischen Eigenschaften, wie Dehnbarkeit, Elastizität, Festigkeit, Leitungsfähigkeit für Wärme und Elektrizität u. s. w. mit der Aufnahme von Wasser in trockene organisirte Körper modificirt, und dies um so mehr, je weiter die Quellung fortschreitet. Ein gewisser Wassergehalt aber ist unerlässlich für die Thätigkeit im Organismus, und das Ausmaass der Gesammtthätigkeit in diesem, sowie der Verlauf einzelner Vorgänge sind von dem Wassergehalt und somit von den mit dem Quellungszustand veränderlichen physikalischen Eigenschaften organisirter Körper stets beeinflusst.

Aus den Eigenschaften gallertartig aufquellender Membranen von Nostocaceen, von Laminaria u. a. und des Protoplasmakörpers von Aethalium kann man unmittelbar entnehmen, wie mit dem Aufquellen die Dehnbarkeit zunimmt, während der Elastizitätsmodulus, sowie Zug- und Druckfestigkeit sich verringern. Soweit Untersuchungen einen Ueberblick gestatten, ändern sich in analogem Sinne mit der Wasseraufnahme die bezüglichen Eigenschaften der

1) L. c. p. 49 u. 58.

2) L. c. p. 54. — Versuche in dieser Richtung wurden auch von Liebig (Unters. über Ursachen der Saftbewegung im thierischen Organismus 1848, p. 5) und von Ludwig (Lehrbuch d. Physiol. d. Menschen 1858, Bd. 1, p. 72) angestellt.

3) Pfeffer, Osmotische Unters. 1877, p. 217.

nicht gallertartigen Zellhäute und überhaupt anderer organisirter Körper. Es ist ja einleuchtend, warum die Zerreissung einer Haut schon durch einen geringeren Zug bewerkstelligt wird, nachdem durch das eingedrungene Wasser die Micellen bis zu einem gewissen Grade auseinandergetrieben, und so ein Theil der zum Zerreissen eines Körpers nöthigen Arbeit geleistet wurde. Das zwischen die Micellen eingelagerte Wasser, dessen Menge mit dem äusseren Drucke variabel ist, ermöglicht einen grösseren Spielraum für die gegenseitige Verschiebung der Micellen, und so kommt es, dass die Zellhaut einer Caulerpa, das Thallom eines Fucus, welche im trockenen Zustand beim Biegen leicht zerbrechen, schon nach Aufnahme von etwas Wasser viel ansehnlicher gebogen und nach weiter fortgeschrittener Quellung selbst zu einer Spirale aufgewickelt werden können. Mit solcher Beugung tritt kein Wasser aus der Membran einer Caulerpa, wohl aber muss eine etwas andere Wasservertheilung Platz greifen, und etwas Wasser von der comprimirten Concavseite zu der ausgedehnten Convexseite übergehen, während, dem schon früher erwähnten optischen Verhalten nach, die Anordnung der Micellen wesentlich dieselbe bleibt. Uebrigens ist bei Beugung und Streckung imbibirter Zellhäute eine erhebliche elastische Nachwirkung zu bemerken, und bei genügender Dehnung kann, so gut wie bei unorganisirten Körpern, eine Dehnung über die Elastizitätsgrenze erzielt werden.

Die oben erwähnten, mit dem Quellungszustand veränderlichen Cohäsionsverhältnisse der Zellhaut wurden an Hölzern, sowie auch an thierischen Geweben ausführlicher zuerst von Wertheim[1] studirt, in jüngerer Zeit hat dann v. Weinzierl[2] verschiedene zur Festigung dienende Gewebe und Reinke[3] die Thallome von Laminaria in dem bezeichneten Sinne untersucht. Die erhaltenen Ergebnisse stimmen mit den oben im Allgemeinen angegebenen Verhältnissen überein, auch scheint nach v. Weinzierl die grösste absolute Festigkeit nicht den vollkommen trockenen, sondern den ein klein wenig Wasser enthaltenden Zellhäuten zuzukommen.

Die Menge des Wassers, welches organisirte Körper im Quellungsmaximum führen, ist natürlich in hohem Grade verschieden. Gallertartige Membranen von Nostocaceen, Palmellaceen u. a. dürften nach Nägeli[4] auf einen Theil feste Substanz 200 und mehr Gewichtstheile Wasser enthalten, und selbst in dem relativ substanzreichen Protoplasma von Aethalium septicum wurde kurz vor Bildung des Fruchtkörpers von Hofmeister[5] ein Wassergehalt von 70 Gewichtsproc. gefunden. Nach Nägeli[6] enthalten imbibirte Stärkekörner $^2/_5$ bis $^1/_2$ ihres Gewichtes an Wasser, und selbst im lufttrockenen Zustand macht der Wassergehalt oft noch $^1/_5$ des Gewichtes aus. Nach den Versuchen von Sachs[7] nehmen 100 ccm = 156,6 Gramm trockene Holzwandmasse von Pinus sylvestris 48,2 — 51,4 ccm Wasser auf, und ähnliche Werthe wurden für die Holzzellen von Abies pectinata und Prunus domestica gefunden. Voraussichtlich werden cuticularisirte und verkorkte Zellwände wesentlich geringere Wassermengen aufnehmen. Die Holzzellwände erreichen das oben bezeichnete Quellungsmaximum nach Sachs schon bei längerem Aufenthalt in dampfgesättigter Luft, doch dürften unter solchen Verhältnissen sicher nicht alle organisirten Körper ebensoviel

1) Annales d. chim. et d. physique 1847, III. sér. Bd. 21, p. 395 und Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer 1860.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akademie 1877, Bd. LXXVI. Abth. I, p. 385.

3) Unters. über Quellung 1879, p. 14 ff.

4) Stärkekörner 1858, p. 342. — Weitere Beispiele für sehr quellungsfähige Zellwände bei Hofmeister, Pflanzenzelle p. 214.

5) Pflanzenzelle 1867, p. 2.

6) L. c. p. 51.

7) Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg 1879, Bd. II, p. 312.

Wasser aufnehmen, wie beim Eintauchen in dieses. Uebrigens ist in den harten und weichen Schichten der Stärkekörner, der Zellhäute u. s. w., wie schon früher mitgetheilt wurde, der Wassergehalt öfters sehr verschieden.

Die Quellung der Samen und die damit zusammenhängenden Erscheinungen können in diesem Abschnitt nicht berücksichtigt werden, da es sich dabei um ein Zusammenwirken von Imbibition organisirter und osmotischer Wirkungen löslicher Körper handelt. Die zahlreichen Untersuchungen, welche seit Hales über die Quellung der Samen angestellt sind, bieten übrigens nichts, was den Gesichtskreis über das Wesen der Quellung organisirter Körper erweitern könnte[1]). Mit welcher ungeheuren Kraft auch Samen Wasser einsaugen, wird durch die Sprengung von Schädeln mit Hülfe quellender Samen demonstrirt und ebenso durch Versuche von Hales, in denen die in einem eisernen Topf quellenden Erbsen den mit 184 Pfund beschwerten Deckel zu heben vermochten.

Zerstörung der Molekularstruktur.

§ 6. Gang und Maass der Quellung hängen sowohl von spezifischen Eigenschaften, als auch von äusseren Verhältnissen ab, variiren also mit diesen, wie auch mit den Aenderungen, welche ein organisirter Körper durch die Thätigkeit der lebendigen Pflanze oder irgend welche Eingriffe erfährt. Bekanntlich ändern sich im Entwicklungsgang der Pflanze vielfach die Eigenschaften der Zellhäute, und eine Verholzung, Verkorkung oder Cuticularisirung influirt auch in mehr oder weniger hohem Grade auf die Quellungsfähigkeit. Es kann ferner die begrenzte Wasseraufnahme und damit die Organisation ganz aufgehoben werden, indem ein löslicher Körper entsteht, und Bildung löslicher Körper aus Zellhaut, aus Stärkekörnern u. s. w. kommt in der lebensthätigen Pflanze ja häufig vor. Entsprechend dem, was in der Pflanze geschieht, vermögen auch äussere Eingriffe die Organisation ganz zu zerstören, oder bleibende Modifikationen zu erzielen, oder auch den Quellungszustand in rückgängig zu machender Weise zu beeinflussen. Die Bildung löslicher Kohlehydrate aus Stärke oder Cellulose in Folge der Einwirkung verdünnter Säure sind bekannte Beispiele für die gänzliche Aufhebung der Organisation. Bei Verkleisterung der Stärke und bei Coagulation von Eiweissstoffen durch Erwärmung werden dauernde Aenderungen herbeigeführt, und in rückgängig zu machender Weise kann der Quellungszustand vielfach durch wasserentziehende Mittel, so durch partielles Austrocknen, durch Salzlösungen, durch Druck beeinflusst werden.

Eine gewisse Schwankung des Wassergehalts ertragen alle organisirten Körper ohne Nachtheil, doch führt eine zu weit gehende Entziehung des Quellungswassers häufig eine dauernde Veränderung der Molekularstruktur herbei. Solches trifft u. a. zu für das Protoplasma derjenigen Pflanzen, welche durch Austrocknen getödtet werden, während in den Objekten, welche, wie die Samen und viele Flechten, nach gänzlichem Austrocknen noch lebensfähig sind, die Molekularstruktur des Protoplasmas irreparable Veränderungen nicht erfahren haben kann. Natürlich musste in einem getödteten Organismus nicht die Molekularstruktur aller organisirten Körper gelitten haben und Stärkekörner, wie auch Zellhäute, werden durch Austrocknen nicht oder wenigstens nicht

1) Hales, Statik der Gewächse. Deutsche Uebersetzung 1748, p. 59. Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 277. Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 415. N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1877, p. 117. Nobbe, Samenkunde 1876, p. 100. Detmer, Journ. f. Landwirthschaft 1879, Bd. 27, p. 361. Reinke, Unters. über Quellung 1879.

sehr erheblich beeinflusst, obgleich, nach der verminderten Leitungsfähigkeit für Wasser zu urtheilen, an Holzzellwänden ein Austrocknen nicht ganz spurlos vorübergeht. Uebrigens kann Austrocknen oder gesteigerte Quellung vermöge entstehender Spannungen einen grössern Eingriff in die Molekularstruktur erzielen, wofür die Risse in getrockneten Stärkekörnern, das Zersprengen der äussersten Schicht an den in verdünnter Schwefelsäure quellenden Bastzellen u. s. w. Beispiele liefern.

Die Eingriffe, welche bei genügend ausgiebiger Wirkung die Molekularstruktur dauernd modificiren, rufen doch allgemein bei mässigerer Einwirkung nur eine vorübergehende Aenderung in mehr oder weniger erheblichem Grade hervor. Es gilt dieses sowohl für das schon erwähnte Austrocknen, als auch für die Wasserentziehung durch Salzlösungen, sowie für die Wirkung von höheren oder niederen Temperaturgraden und von chemischen Agentien. So wird die Quellung von Stärkekörnern und Proteinkrystalloiden durch verdünntes Kali gesteigert, während concentrirte Lösung Verkleisterung, resp. Lösung herbeiführt; verdünnte Schwefelsäure wirkt nur Quellung steigernd auf die Cellulosehaut, welche sich in concentrirterer Schwefelsäure löst. Dabei kann unter Umständen die Modifikation der Molekularstruktur gradweise mit gesteigerter Wirkung zunehmen. Als ein Beispiel sei hier auf Versuche Payen's[1] hingewiesen, in denen Kartoffelstärke, wenn sie bei 56—57° C. verkleistert wurde, nur um 29 Proc. an Volumen zunahm, während diese Zunahme 1255 Proc. betrug, wenn die Stärke bei 70—72° C. mit Wasser erhitzt wurde.

Die Resistenz gegen Agentien ist nach Maassgabe der anderweitigen Verhältnisse, unter denen ein gegebenes Objekt sich befindet, wesentlich verschieden. So ertragen trockene Samen eine Erwärmung auf 100° C. ohne Nachtheil, während im gequollenen Zustand ein Erhitzen auf 70° C. sicher den Tod herbeiführt, und ebenso müssen Stärkekörner[2] oder Eiweisskörper im trockenen Zustand sehr viel höher als im imbibirten Zustand erhitzt werden, um eine Zerstörung der Molekularstruktur herbeizuführen. Als ein ferneres Beispiel mag noch erwähnt werden, dass Stärkekörner nach Einlagerung von Jod in der Siedhitze eine Verkleisterung nicht mehr erfahren und gegen Alkalien und Säuren sehr resistent geworden sind[3]).

Die Berücksichtigung der Zerstörung der Molekularstruktur durch äussere Eingriffe hat deshalb Bedeutung, weil einmal die gewonnenen Erfahrungen Rückschlüsse auf die Molekularstruktur gestatten und die Einsicht in die innerhalb der lebenden Pflanze sich abspielenden Veränderungen organisirter Körper befördern können.

Vielfach ist eine Modifikation der Molekularstruktur von einer tiefer greifenden chemischen Aenderung nicht begleitet, und mit Nägeli wird man z. B. die Verkleisterung der Stärke als eine Folge der Zertrümmerung der Micellen, die Coagulation des Eiweisses als eine Vereinigung von Micellen zu Micellverbänden ansehen können. Uebrigens will ich die Frage hier nicht in Erwägung ziehen, ob und in wie weit schon die Grösse der Micellen die chemischen Eigenschaften zu modificiren vermag, oder ob es zu dem Ende einer Veränderung in der innern Constitution der Micellen bedarf. So gut man übrigens in der theoretischen Chemie die Bildung chemisch differenter Körper durch ungleichartige Vereinigung der Moleküle zu Molekülverbindungen annimmt, muss es auch zulässig erscheinen, dass

1) Nach Nägeli, die Stärkekörner 1858, p. 71.
2) Nägeli, l. c. p. 72.
3) Nägeli, l. c. p. 91.

durch Vereinigung von Micellen zu Micellverbänden, oder auch schon durch ungleiche Grösse der Micellen, Körper von abweichenden chemischen Eigenschaften ihren Ursprung nehmen[1].

Struktur des Protoplasmas.

§ 7. Der Protoplasmakörper wurde zwar im vorigen vielfach berücksichtigt, doch bedarf es hier noch eines Eingehens auf einige spezielle und physiologisch bedeutungsvolle Eigenheiten dieses organisirten Körpers. Mag der Protoplasmakörper als Primordialzelle frei leben, oder in der selbstgebauten Zellhaut wie eine Schnecke in ihrem Hause eingeschlossen sein, mag er kleinere oder grössere Vacuolen (Zellsaft) umschliessen oder nicht, stets ist dieser Elementarorganismus, wie ein jedes lebende Wesen, nicht eine homogene Masse, sondern ein gegliederter Körper, dessen Theile in Struktur und funktionellem Werth nicht übereinstimmen. Wie Veränderungen in einem lebensthätigen Organismus sich stetig abspielen, herrscht auch im Protoplasma, dem lebendigen Leibe der Zelle, niemals Ruhe, und so lange die Pulse des Lebens schlagen, kommt auch die unablässige Thätigkeit durch Gestaltung, Bewegung, Stoffmetamorphosen u. s. w. zu mehr oder weniger auffälligem Ausdrucke.

Durch die Thätigkeit des Protoplasmas entstehen und vergehen Körper, die, wie Stärkekörner, Oeltropfen, Krystalle von Calciumoxalat und in Lösung vorhandene Zuckerarten, nicht integrirende Bausteine des Protoplasmaleibes, sondern Nährstoffe und Stoffwechselprodukte sind, welche sich in diesem Organismus, wie in jedem lebendigen Organismus finden und hier, mit Rücksicht auf den Ort ihres Vorkommens, als Metaplasma[2] bezeichnet werden können. Dagegen sind Zellkern, Chlorophyllkörner und andere Farbstoffkörper Glieder des Protoplasmakörpers, welche durch Differenzirung aus dem Protoplasma ihren Ursprung nehmen und deren Masse unter Umständen wieder zwischen die Micellen des Protoplasmas vertheilt werden kann. Sollten auch diese Glieder fehlen, so ist dennoch der Protoplasmakörper schon deshalb nicht homogen, weil zum mindesten stets die peripherischen Theile des Protoplasmas, welche dieses gegen Zellhaut, gegen Zellsaft, gegen umspülende Flüssigkeit abgrenzen, eine von dem umschlossenen Protoplasma abweichende, in physiologischer Hinsicht bedeutungsvolle Struktur besitzen.

An manchen Protoplasmakörpern, wie an denen der Myxomyceten, der Internodien von Nitella, der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae, vermag die mikroskopische Beobachtung einen inneren trüben und mehr oder weniger körnigen Theil zu unterscheiden, welcher nach der Peripherie allmählich in eine durchscheinende und augenscheinlich dichtere Schicht übergeht. Diese letztere wird Hautschicht, Hautplasma oder Hyaloplasma (Pfeffer)[3], jene Körnerplasma (Strasburger)[4] oder Polioplasma (Nägeli)[5] genannt. Aber auch da, wo optische Wahrnehmung eine sichere Entscheidung nicht mehr erlaubt,

---

1) Vgl. Nägeli, Sitzungsb. der Bairischen Akademie 1863, Bd. 2, p. 134; Gährung 1879, p. 102.

2) Hanstein, Bot. Ztg., 1868 p. 710.

3) Osmot. Unters. 1877, p. 123.

4) Zellbildung und Zelltheilung 1876, II. Aufl. p. 286.

5) Theorie d. Gährung 1879, p. 154.

vermögen physikalische, insbesondere diosmotische Eigenschaften einen Unterschied in der Struktur der peripherischen Umgrenzung nachzuweisen, welche als sehr dünne, aber wie eine Membran diosmotisch wirkende Hülle das Protoplasma gegen Zellsaft, wie gegen Zellhaut hin umkleidet. Diese Schicht, die Plasmamembran (auch Hyaloplasmahäutchen oder Plasmahäutchen könnte sie heissen), ist da mit dem Hyaloplasma identisch, wo dieses auf eine für mikroskopische Betrachtung nicht mehr deutlich abgegrenzte Mächtigkeit zurückgeht, doch dürfte bei mächtigerem Hyaloplasma nur dessen peripherische Zone die entscheidenden physikalischen Eigenschaften besitzen, und dieserhalb zog ich es vor, die für diosmotischen Austausch maassgebende Schicht mit eigenem Namen zu belegen.[1])

Das trübe Aussehen des Polioplasmas rührt nach Nägeli (l. c.), dessen Ansicht ich beistimme, von winzigen Vacuolen her, denen sich körnig erscheinende Stoffe, etwa Oeltröpfchen, ausgeschiedene Plasmakörnchen oder andere Körper, beigesellen können. Durch Bildung solcher Vacuolen, und eventuell von Körnchen, kann aus Hyaloplasma Polioplasma entstehen und umgekehrt wird aus diesem Hyaloplasma, wenn Vacuolen und Körnchen verschwinden. Thatsächlich kommen beiderlei Verwandlungen vor, wie namentlich an den Plasmodiensträngen von Aethalium septicum und anderen Myxomyceten gut zu verfolgen ist, bei denen das Hyaloplasma bald eine mächtige, bald eine verschwindend dünne Schicht ist, und mitten in einem ganz aus Hyaloplasma bestehenden dünneren Strange Polioplasma sich unter den Augen des Beobachters ausbilden kann. In Folge dieser Veränderlichkeit und Verwandlung sind Polioplasma und Hyaloplasma nur unbestimmt gegeneinander abgegrenzt, und Gleiches darf man der Entstehung nach für die Plasmamembran vermuthen, welche ja einer stark reducirten Hyaloplasmaschicht entspricht, obgleich hier das Mikroskop, so wenig wie über Existenz der Plasmamembran, direkte Auskunft zu geben vermag.

Das Hyaloplasmahäutchen entsteht stets, wenn Protoplasma mit Wasser oder wässrigen Lösungen in Kontakt kommt (vielleicht auch bei Berührung mit anderen Medien), und dieserhalb ist der lebendige Protoplasmakörper gegen Zellsaft, wie gegen Zellhaut, resp. umspülendes Wasser, immer durch Plasmamembran abgegrenzt, in diese wie in einen Sack eingehüllt. Diese allseitige Umkleidung ist aber keine starre Hülle, setzt vielmehr der Gestaltung des Protoplasmas wohl kaum höheren Widerstand entgegen, folgt, immer continuirlich bleibend, allen Aussackungen und Einbuchtungen, überhaupt allen Formänderungen des Protoplasmakörpers. Nicht etwa weil die Plasmamembran an sich wie ein Schleim dehnbar ist, sondern weil sie, wie eine Niederschlagsmembran, welcher die Bedingungen für Bildung und Wachsthum geboten sind, durch Intussusception wächst, kommt dem Hyaloplasmahäutchen diese wichtige bildsame Eigenschaft zu, und wenn auch einmal, etwa durch Zerschneiden einer Protoplasmamasse, die Continuität unterbrochen wurde, so wird diese doch sogleich durch Neubildung von Plasmamembran an der Schnittfläche wieder hergestellt. Wie aber das Verschmelzen zweier getrennter Protoplasmakörper lehrt, werden die constituirenden Theilchen der Plasmamembran wieder in

1) Pfeffer, l. c. p. 123.

dem Protoplasma vertheilt — es mag der Kürze halber von Lösung gesprochen werden — wenn das Hyaloplasmahäutchen in das Innere eines Protoplasmakörpers gelangt. An der Oberfläche des Protoplasmas sind also zwei antagonistische Prozesse thätig, indem der Contact mit dem Aussenmedium die Ausscheidung von Plasmamembran anstrebt, auf Lösung dieser aber das innen angrenzende Protoplasma hinarbeitet. Diesen Gegenwirkungen entsprechend, kann das Hyaloplasmahäutchen nur begrenzte Dicke erlangen und wird voraussichtlich gegen das Protoplasma nur unbestimmt abgegrenzt sein. Zugleich aber kann vermöge dieser Eigenschaften und der damit zusammenhängenden Verschiebbarkeit der Theilchen die Flächenausdehnung der Plasmamembran abnehmen, ohne dass Falten entstehen oder eine dauernde Verdickung erzielt wird.

Gleichviel ob die Plasmamembran durch Ausfällen eines gelösten Körpers oder durch festere Aggregation schon im Protoplasma ungelöst vorhandener Micellen entsteht, oder ob, was wahrscheinlich ist, beides zusammenwirkt, immerhin können wir das Protoplasma als eine Niederschlagsmembran bezeichnen und künstlich herstellbare Niederschlagsmembranen vermögen Bildung und Eigenschaften der Plasmamembran thatsächlich zu veranschaulichen. Wie Niederschlagsmembranen, so lange Bildungsmaterial gegeben ist, einer Dehnung folgen, indem sie durch Wachsen ihre Fläche vergrössern, mit Entfernung des Bildungsmateriales aber schon durch geringe Kraft zerrissen werden, so erhält sich auch die Plasmamembran, welche nur vermöge ihres Wachsens, nicht aber an sich, wie ein zäher Schleim dehnbar ist. Als Umgrenzung lebendigen Protoplasmas kann das Hyaloplasmahäutchen nur in dieser dehnbaren Eigenschaft uns entgegentreten, da mit Zerstörung des Bildungsmaterials das Protoplasma getödtet wird. Unter bestimmten Vorsichtsmassregeln lässt sich aber thatsächlich, z. B. durch sehr verdünnte Salzsäure, solche Tödtung herbeiführen, ohne dass in merklicher Weise die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran modificirt werden, welche aber nun bei leichtem Drucke zerreisst. [1])

In dem zuletzt beschriebenen Verhalten liegt aber zugleich ein Beweis für Existenz der Plasmamembran und für ihre Bedeutung, über diosmotischen Eintritt und Austritt von Stoffen zu entscheiden. Denn vor dem Einreissen der Plasmamembran finden gelöste Stoffe, so wenig wie in lebendes Protoplasma, keinen Eingang zu dem getödteten Protoplasma, in dem aber Farbstoffe aufgespeichert werden, wenn die zerrissene Plasmamembran Zutritt gestattet. Bei Anwendung von Zellen mit ziemlich mächtigem Wandprotoplasma konnte ich wiederholt beobachten, wie der Farbstoff im Protoplasma sich von einem Risse aus verbreitete, welcher durch leichte osmotische Druckänderung erzeugt war. Uebrigens liegt in dem Nichteinreissen, wie in näherem in meinen Osmotischen Untersuchungen (p. 137) ausgeführt ist, schon der Beweis, dass durch die nicht mehr wachsthumsfähige Plasmamembran die im Protoplasma und im Zellsaft enthaltenen Stoffe, so wenig wie zuvor, diosmiren. Auch gegenüber den geprüften Körpern, wie gegen Ammoniak, Jod, Quecksilbersublimat zeigten wachsthumsfähige und nicht wachsthumsfähige Plasmamembranen gleiches Verhalten.

---

1) Näheres Pfeffer, l. c. p. 135.

Die Thatsache, dass Farbstoffe schon in peripherische Schicht nicht eindringen, zeigt, dass schon diese Schicht diosmotisch bestimmend ist, und Stoffe, welche nachweislich, wie Ammoniak und Salzsäure, durch die Plasmamembran dringen, verbreiten sich auch schnell im ganzen Protoplasma. Eine solche Verbreitung wird da, wo das Protoplasma in strömender Bewegung ist, und wo selbst geformte Körpertheile durcheinander geworfen werden, auch unvermeidlich einen gelösten Körper treffen. Alle diese Argumente, welche in den osmotischen Druckverhältnissen innerhalb der Zelle noch eine weitere Stütze finden, lassen keinen Zweifel, dass die Plasmamembran darüber entscheidet, ob ein gelöster Körper diosmotisch in das Protoplasma gelangt oder nicht. Die geringe Dicke der Plasmamembran hat, so gut wie an künstlichen Niederschlagsmembranen, nur in quantitativer, nicht in qualitativer Hinsicht Bedeutung, und theoretisch genommen könnte eine nur aus einer Micellarschicht bestehende Niederschlagsmembran qualitativ gleiche diosmotische Eigenschaften, wie eine Membran von erheblicher Dicke besitzen.

Ob Zellkern, Chlorophyllkörner und andere geformte Gebilde innerhalb des Protoplasmas durch eine der Plasmamembran entsprechende peripherische Schicht abgegrenzt sind, ist nicht unwahrscheinlich, doch noch nicht sicher entschieden (vgl. meine Osmot. Unters. p. 148). Dagegen sind von einer zweifellosen Niederschlagsmembran die ölartig aussehenden Tropfen von Gerbsäurelösung umkleidet, welche sich besonders schön im Zellsaft der Parenchymzellen des Blattstielgelenks von Mimosa pudica, ausserdem vielfach in jüngeren Gerbsäure führenden Rinden finden, und allein diese Niederschlagsmembran verhindert die Mischung dieser Gerbsäurelösung mit dem wässrigen Zellsaft.

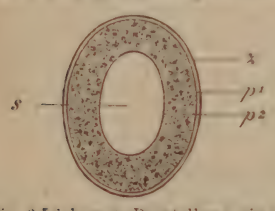


Fig. 3. Schemat. Darstellung einer Zelle vergl. den Text.

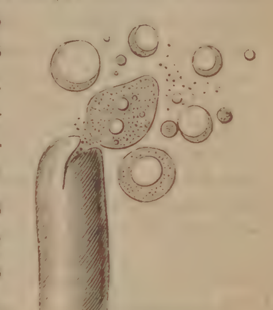
Ein Wassertheilchen oder ein gelöster Stoff muss nach Obigem (Fig. 3), um in den Zellsaft (s) zu gelangen, durch die Zellhaut (z) und die anliegende Plasmamembran (p^1) diosmiren, dann im Protoplasma sich verbreiten und endlich durch das Hyaloplasmahäutchen (p^2), welches das Protoplasma gegen den Zellsaft abgrenzt, in letzteren seinen Weg finden.[1] Soll ein im Zellsaft gelöster Körper aus der Zelle entfernt werden, so ist natürlich der eben gezeichnete Weg in umgekehrter Richtung zu durchlaufen, und wenn es sich um einen in einem Gerbsäuretropfen gelösten Körper handelt, muss noch eine weitere Niederschlagsmembran passirt werden. Die Zelle ist also vergleichbar einem, aus in einander geschachtelten Häuten gebildeten osmotischen Systeme, in welchem die Zellhaut dem Protoplasma als Widerlage dient und so ermöglicht ist, dass die im Protoplasma und im Zellsaft gelösten Stoffe mächtige osmotische Druckkräfte entwickeln können, welche so wenig widerstandsfähige Körper, wie Protoplasma und Plasmamembran es sind, andernfalls unvermeidlich zersprengen würden. Von diesen Druckkräften wird in einem besondern Paragraphen gehandelt und bei dieser Gelegenheit noch ein weiteres Argument dafür erbracht werden, dass nicht der ganze Protoplasmakörper, sondern nur die umhüllenden Plasmamembranen die osmotisch maassgebenden Theile sind.

---

1) Pfeffer, die Wanderung der organischen Baustoffe in der Pflanze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V. p. 113., Osmot. Unters. 1877, p. 155.

Die Umhüllung mit Zellhaut beschränkt die Wasseraufnahme in den Protoplasmakörper, welche vielfach an den von jener Widerlage befreiten Protoplasmakörpern, in Folge osmotischer Wirkung, weiter fortschreitet und durch Dehnungen und Zersprengungen zu einer Zerstörung der Molekularstruktur führen kann. Da überhaupt immer nur begrenzte Quellung unter bestimmten Bedingungen, mit Rücksicht auf die Pflanze also unter den im lebenden Organismus gegebenen Bedingungen, als Criterium für organisirte Körper benutzt werden kann, so ist auch derjenige Protoplasmakörper organisirt zu nennen, dessen Struktur, nach Entfernung der Zellhaut, in reinem Wasser zerstört wurde. Solches geschieht übrigens durchaus nicht bei allen Protoplasmakörpern, wie schon im Wasser lebende Primordialzellen, u. a. Schwärmsporen, lehren.

Die Bildung von Vacuolen[1], welche vielfach an Protoplasmakörpern stattfindet, wenn sie aus verletzten Zellen in Wasser übertreten (z. B. bei Vaucheria, Nitella, Wurzelhaaren von Hydrocharis), ist übrigens selbst ein Beispiel begrenzter Imbibitionsfähigkeit des Protoplasmas. Denn die Vacuolen entstehen, indem wässrige Flüssigkeit innerhalb des Protoplasmas sich absondert, und solches ist nur möglich, weil das Protoplasma sich nicht, wie ein löslicher Körper, mit beliebig viel Wasser mengt. Gemäss seinen Eigenschaften wird das Protoplasma gegen die in seinem Innern ausgeschiedene Flüssigkeit ebenso gut, wie gegen einen gewaltsam in das Plasmodium von Aethalium eingeführten Wassertropfen, durch Plasmamembran sofort abgegrenzt. Sind in der ausgeschiedenen Vacuolenflüssigkeit Stoffe gelöst, so bringt deren osmotische Wirkung einen hydrostatischen Druck zuwege, welcher, wenn genügend, eine Ausdehnung der umhüllenden Protoplasmaschicht und eventuell deren Zerreissung und Desorganisation herbeiführt. Diese Bildung und Vergrösserung der Vacuolen und die damit zusammenhängende Zerstörung der Struktur unterbleibt aber, wenn statt des reinen Wassers eine genügend concentrirte Lösung von Kochsalz, Zucker oder anderen Stoffen genommen wird, und damit ist die Richtigkeit obiger Erklärung der Vacuolenbildung erwiesen. Die umhüllende Plasmamembran verhindert ferner das Auswaschen im Protoplasma gelöster Stoffe, welches, so weit sich beurtheilen lässt, zu einer Zerstörung der im lebendigen Protoplasma bestehenden Struktur führen würde.


Fig. 1. Die Bildung von Vacuolen im Protoplasma, welches durch Zerdrücken eines jungen Wurzelhaares von Hydrocharis morsus ranae in Wasser getrieben wurde (150/1).

Der Aggregatzustand eines imbibirten Protoplasmakörpers ist der einer weichen und öfters einer halbflüssigen Gallerte. Dem entsprechend bringt selbst an den relativ consistenten Plasmodien von Aethalium schon ein ganz leichter Druck Verschiebungen hervor, und, wie namentlich Nägeli[2] verfolgte, senken sich im Protoplasma von Chara eingeschlossene Körper, dem Gesetze der Schwere folgend. Ebenso reicht schon der sehr geringe, durch Protoplasmaströmung erzielte Druck aus, um Aussackungen hervorzutreiben, wie sich u. a. öfters in Zellen von Vallisneria spiralis beobachten lässt, wenn durch sich festsetzende Chlorophyllkörner, oder irgend eine andere Ursache, eine Stauung des sich bewegenden Protoplasmas bewirkt wird[3].

Die geringe Cohäsion gestattet somit leichte Verschiebbarkeit der Theilchen, welche im lebensthätigen Protoplasma ununterbrochen vor sich geht, und geradezu ein Symptom

1) Näheres Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 5.
2) Beitr. z. wiss. Bot. 1860, Heft 2, p. 67.
3) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 172.

des Lebens ist. Zwar auch in andern organisirten Körpern spielen sich mit der Zeit Veränderungen ab, doch sind solche in keinem Körper so rastlos und ununterbrochen thätig, wie in dem eigentlich lebendigen Theile der Pflanze, dem Protoplasmakörper, in dem mindestens immer langsame Formänderungen, häufig aber auch direkt wahrnehmbare Strömungen und Bewegungen ein Zeichen stetiger Störung des Gleichgewichtes sind. Lokal verschiedene Gestaltung bei Zelltheilung, bei Bildung von Chlorophyllkörnern und anderen Prozessen lehrt zugleich, wie nicht in jedem Protoplasmatheile dieselben Vorgänge thätig sind. So geht eine stetige Folge von Augenblicksbildern vor dem Auge des Beobachters vorüber, und gar oft mag, ehe der einer bestimmten Constellation entsprechende Gleichgewichtszustand erreicht war, eine neue Veränderung Resultanten schaffen, welche die noch nicht vollendeten Bewegungen in andere Bahnen lenken. Unsere derzeitige Kenntniss gestattet keinen Einblick in das veränderliche Spiel treibender Kräfte, doch dürfen wir wohl Modificationen in Gestaltung und Verkettung der Micellen, sowie auch Zertrümmerung und Neubildung von Micellen als eine wesentliche wirkende Ursache ansprechen. Es dürfte somit ein Eiweisstheilchen oder irgend ein anderes Stofftheilchen bald in gelöster, bald in fester Form im Protoplasma vorhanden sein, und somit ein dauernder Wechsel stattfinden, wie ihn Pfaudler[1] allgemein zur Erklärung der Eigenschaften weicher Körper annimmt. Ein solcher Wechsel trifft auch die Micellen des Hyaloplasmahäutchens, welche ja theilweise oder ganz in das Polioplasma wieder aufgenommen und vertheilt werden können.

Vermöge des geringen Cohäsionszustandes besteht, analog wie in einer schleimigen Masse, im Protoplasmakörper ein Bestreben, Kugelgestalt als endliche Gleichgewichtsfigur zu erreichen, und wenn im lebensthätigen Zustande andere Formen angenommen werden, so sind diese eben Resultante aus jenem Streben und nach anderem Ziele treibenden gestaltenden Kräften. Wohl sind von der Kugelform abweichende Gestaltungen möglich, weil ja das Protoplasma keine wirkliche Flüssigkeit ist, doch lehrt auch die Erfahrung, dass mit der Hemmung der Lebensthätigkeit und insbesondere, wenn noch mechanische Erschütterungen die Verschiebung der constituirenden Theilchen unterstützen, Protoplasmamassen einer Gleichgewichtsfigur zustreben, wie sie zähflüssigen Massen unter den gegebenen Verhältnissen zukommt. Wenn mit solchen Eingriffen neue Gruppirungen von Micellen und Micellverbänden erzielt werden, so spielen sich doch derartige und noch tiefer greifende Veränderungen auch während der Lebensthätigkeit dauernd ab, und jeder erreichten Gestaltsänderung entspricht überhaupt eine neue Constellation in der Struktur des Protoplasmas.

Das Wesentliche obiger allgemeinen Betrachtungen gilt auch dann, wenn dem Protoplasma noch weitere feinere Struktur zukommt, und es muss ja wahrscheinlich dünken, dass dieser lebendige Organismus in morphologisch und physiologisch ungleichwerthige Glieder differenzirt ist, nicht einen gleichmässigen micellaren Aufbau besitzt. In der That deuten einige Beobachtungen darauf hin, dass ein feines Balkensystem im Protoplasma besteht[2], dem eine maschige Beschaffenheit schon durch geformte metaplasmatische Stoffe aufgedrängt wird. Aber auch dieses Balkensystem muss im lebendigen Protoplasma dauernd veränderlich sein, so gut wie die augenscheinlich dichtere Plasmamembran. Diese muss aber immer continuirlich bleiben, auch wenn gelösten Körpern etwa nur die Fähigkeit zukommen sollte, in den einem Schwamme vergleichbaren Kammern sich zu verbreiten. Demgemäss bleiben die hinsichtlich der Plasmamembran und der Diosmose gezogenen Schlussfolgerungen in der Hauptsache bestehen, wenn solche besonderen Strukturverhältnisse im Protoplasma gegeben sind, dessen sichtbare abgegrenzte Glieder, wie Zellkern, Chlorophyllkörner, ja offenbar auch specifische diosmotische Befähigungen besitzen.

Künstliche Niederschlagsmembranen. Entstehung und gewisse Eigenschaften der Plasmamembran können am besten die von M. Traube[3] dargestellten Niederschlags-

---

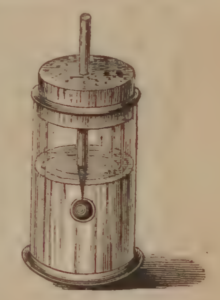
1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1876, Bd. 73, Abth. 2, p. 253.

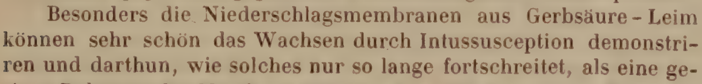
2) Velten, Flora 1873, p. 119, und Physik. Beschaffenheit d. Protopl. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 73, Abth. I, Sptzg. Strasburger, Studien ü. Protopl. 1876, p. 20, Zellbildg. u. Zelltheilung II. Aufl., p. 20. — Auch die Gestaltungsvorgänge in dem sich theilenden Zellkern zählen hierher.

3) Arch. f. Anat. u. Physiol. v. du Bois-Reymond u. Reichert. 1867, p. 87, und Bot. Zt. 1875, p. 56. — Vgl. auch die historischen Bemerkungen in meinen Osmot. Unters. p. 12.

membranen versinnlichen, durch welche, wie durch die Plasmamembran, viele Stoffe nicht diosmiren, denen die Zellhaut leichten Durchtritt gestattet. Wird ein Tropfen einer Kupfervitriollösung in eine Lösung von Ferrocyankalium gebracht, so umkleidet sich jener an der Contactfläche allseitig mit einer Niederschlagsmembran aus Ferrocyankupfer, welche nunmehr die Mischung der beiden voneinander abgeschlossenen Membranogene verhindert, und in analoger Weise bilden viele Körper, welche colloidale, auch manche Körper, die krystallinische Niederschläge geben, solche Membranen [1]. Besonders geeignet für unseren Zweck sind die Niederschlagsmembranen, welche man aus flüssigem Leim und Gerbsäure herstellen kann, und mit denen Traube zuerst experimentirte. Den flüssigen Leim erhält man, indem Gelatine mit Wasser 1 bis 3 Tage gekocht oder im zugeschmolzenen Rohr kürzere Zeit auf 120° C. erhitzt wird, doch ist die Gegenwart von noch etwas gelatinirendem Leim für die Brauchbarkeit des Materials von Bedeutung, und demgemäss kann eventuell Zusatz von etwas Gelatine geboten sein. Auch empfiehlt sich die Beimengung von ½ bis 1 Procent Kupfervitriol, durch welchen die Membranen haltbarer werden. Die Spitze eines Glasstabes taucht man dann in die dickflüssige warme Lösung dieses Leimes, lässt einige Stunden abtrocknen und führt den Glasstab einige Centimeter tief in 2 procentige Gerbsäurelösung. Nach einigen Minuten hebt sich von dem allmählich sich lösenden Leimtropfen eine durchsichtige Haut von gerbsaurem Leim ab, welche durch die osmotische Wirkung des Inhaltes gespannt wird und in Folge dieser Dehnung in die Fläche wächst. Dieses Wachsen fällt viel ansehnlicher aus, wenn man dem Leim etwa 15 Procent Zucker, einen osmotisch viel wirksameren Körper, zusetzte, und hatte man ausserdem noch etwas Anilinblau in dem Leim gelöst, so kann man unmittelbar wahrnehmen, wie dieser Farbstoff nicht durch die Membran aus gerbsaurem Leim diosmirt.

In vielen Fällen ist es bequemer, nach einer andern, gleichfalls von Traube angewandten Methode zu verfahren, welche zugleich geeignet ist, aus sehr verschiedenen Stoffen Niederschlagsmembranen zu erzeugen. Die Ausführung versinnlicht die nebenstehende Fig. 5. In den Cylinder bringt man eine 2—5 procentige Lösung des einen Membranbildners, in das capillar ausgezogene Glasrohr saugt man eine kleine Menge einer Lösung des andern Membranbildners, schliesst dann das Rohr mit dem Finger und führt es in die bezeichnete Stellung. Indem man das Niveau der Flüssigkeit in dem Glasrohr etwas erhöht, lässt sich auch leicht demonstriren, wie schon ein ganz geringer hydrostatischer Ueberdruck eine zum Wachsthum genügende Dehnung einer Niederschlagsmembran erzielt. Auch lässt sich in dieser Weise das diosmotische Verhalten von Salzen gegenüber gegebenen Niederschlagsmembranen prüfen.


Fig. 5.



Besonders die Niederschlagsmembranen aus Gerbsäure-Leim können sehr schön das Wachsen durch Intussusception demonstriren und darthun, wie solches nur so lange fortschreitet, als eine geringe Dehnung der Membran wirksam ist. Dabei wachsen diese Membranen gleichmässig weiter und können eine vollkommene Kugelgestalt bewahren, wenn nicht durch ungleiches spezifisches Gewicht der inneren und äusseren Flüssigkeit, oder irgend andere Ursachen Abweichungen herbeigeführt werden. Nicht so gleichmässig wachsen die Membranen aus Ferrocyankupfer, Berlinerblau und manchen anderen Körpern in die Fläche, vielmehr entstehen nach einiger Zeit kleinere oder grössere wurstartige und verschieden gestaltete Auswüchse. In Folge des inneren Druckes reisst nämlich die Membran lokal ein, die hervorschiessende Flüssigkeit aber umkleidet sich augenblicklich mit einer die Wunde ausheilenden Niederschlagsmembran, welche nun, weil dünner, noch einige Zeit bevorzugt in die Fläche wächst. Die oft wunderlichen Gestaltungen, die so entstehen, und die Ursachen, welche überhaupt auf besondere Gestaltung hinarbeiten, übergehe ich und bemerke nur, dass die Widersprüche, welche Sachs [2] gegen Traube erhebt, auf die Eruptionen bildenden Niederschlagsmembranen aus Ferrocyankupfer basirt sind. Die Niederschlagsmembranen aus Gerbsäure-Leim wachsen in der That, wie es Traube kennen lernte, so lange nicht aussergewöhnliche Umstände einwirken, ohne jede Eruption in die Fläche [3].

1) Vergl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 30. 2) Lehrbuch, 4. Aufl., 1877, p. 645.

3) Aehnliche Eruptionen spielen wohl auch bei Bildung der sog. Myelinformen eine Rolle, vgl. Brücke, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1879, Bd. 79, Abth. III. Aprilheft.

Traube[1] hat auch gezeigt, wie eine Niederschlagsmembran durch Contact mit reinem Wasser entstehen kann. In concentrirter, nicht aber in verdünnter Gerbsäurelösung ist gerbsaurer Leim löslich, und wenn ein Tropfen solcher concentrirten Lösung in Wasser gebracht wird, scheidet sich deshalb an der Berührungsfläche eine Membran aus gerbsaurem Leim aus. So lange die eingeschlossene Gerbsäure concentrirt genug ist, sucht sie die Membran zu lösen, welche durch Wasser ausgeschieden wird, und als Resultante dieser antagonistischen Bestrebungen kann die Membran nur beschränkte Dicke erreichen, auch in die Flüssigkeit, aus der sie ausgeschieden wurde, wieder aufgenommen werden. Es ist dieses also ein Verhalten, wie es für die Plasmamembran und ihre Bildung hervorgehoben wurde, und auch darin gleicht diese den Niederschlagsmembranen, dass die Flächenvergrösserung einer Membran aus gerbsaurem Leim nur Folge des Wachsens ist, und sobald ein Membranbildner entfernt wird, die Bedingungen für Wachsen also aufgehoben sind, ein leichter Druck ein Zerreissen bewirkt.

Die letzterwähnte Entstehung einer Haut aus gerbsaurem Leim ist wohl geeignet, zu demonstriren, wie durch Contact mit Wasser eine Niederschlagsmembran gebildet werden kann, doch ist nicht gesagt, dass in eben dieser Weise die Plasmamembran ihren Ursprung nimmt. Thatsächlich reicht zur Bildung dieser Contact mit reinem Wasser aus, und auch Gegenwart von Kohlensäure oder Sauerstoff ist nicht nothwendig, doch dürfte eher die Entziehung eines Lösungsmittels, als Verdünnung mit Wasser die Ursache der Bildung sein. Zudem ist noch fraglich, ob nicht noch andere Ursachen mitspielen, da die Plasmamembran auch durch Berührung mit Luft oder Oel zu entstehen scheint. Dann ist die veränderte Molekularwirkung an der freien Oberfläche als ein möglicher Faktor in Betracht zu ziehen und endlich auch noch zu entscheiden, in wie weit Aggregation schon ausgeschiedener Micellen oder Fällung von gelösten Stoffen, resp., was am wahrscheinlichsten, beides bei der Bildung der Plasmamembran mitwirkt. Hinsichtlich dieser und anderer Fragen sei auf meine Osmotischen Untersuchungen verwiesen (p. 128 ff.), in denen auch die auf unseren Gegenstand bezügliche Literatur mitgetheilt ist.

In historischer Beziehung bemerke ich hier, dass, nachdem Nägeli[2] auf die Wichtigkeit der besondern diosmotischen Eigenschaften des Protoplasmas hingewiesen hatte, diese bis auf meine Arbeiten immer als eine Funktion der ganzen Protoplasmamasse angesehen wurden. Die peripherische Umkleidung des Protoplasmakörpers wurde theilweise im Anschluss an Mohl[3] als membranartige, theilweise im Anschluss an Pringsheim als schleimige Schicht angesprochen, deren eigentliche Beschaffenheit musste aber unbekannt bleiben, so lange nicht die Dehnbarkeit als Folge des Wachsens erkannt und die Cohäsion des nicht wachsthumsfähigen Hyaloplasmahäutchens ins Auge gefasst war. Uebrigens ist bekannt, wie durch Mohl's klassische Arbeiten unsere Kenntniss über das Wesen des Protoplasmakörpers angebahnt wurde.

Nach dem Verhalten gegen Jod, Quecksilbersublimat und nach anderen Eigenschaften dürfte die Plasmamembran Proteinstoffe enthalten, welche ja auch am Aufbau des Protoplasmakörpers überhaupt Antheil haben. Da aber verdünnte Alkalien und Säreun die Plasmamembran ganz oder jedenfalls zum guten Theil, übrigens auch immer grössere oder kleinere Mengen des übrigen Protoplasmas ungelöst zurücklassen, so dürfte es sich hier um Proteinstoffe handeln, welche bis dahin aus dem Pflanzenreich nicht dargestellt wurden, weil allein die mit Wasser, Säuren oder Alkalien ausziehbaren Eiweissstoffe Berücksichtigung fanden[4]. Vielleicht nehmen also am Aufbau der Plasmamembran, wie des Protoplasmas überhaupt Proteinstoffe Theil, welche etwa ähnliche Eigenschaften besitzen wie Chitin, Elastin und andere aus animalischen Organismen gewonnene eiweissartige Körper[5]. Unter solchen Umständen lässt sich über das die Plasmamembran lösende Vehikel keine bestimmte Ansicht gewinnen.

---

1) Archiv für Anat. und Physiol. 1867, p. 129. 2) Pflanzenphysiol. Unters. 1855, Heft I, p. 5. 3) Bau u. Bildung d. Pflanzenzelle 1851, p. 5.

4) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 145. — Vgl. auch de Vries, s. l. mort d. cellules végét. in Arch. Néerland. 1871, Bd. 6, p. 18 u. 31 d. Sptzg.

5) Es mag erlaubt sein, diese der Gruppe d. Proteinstoffe beizuzählen.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel in der Pflanze.

Kapitel II.

Die Mechanik des Stoffaustausches.

§ 8. Jede Pflanze muss, um bestehen zu können, gewisse Stoffe von Aussen aufnehmen, und ebenso bringt es die Thätigkeit des Organismus mit sich, dass gewisse Stoffe, wie Kohlensäure und Wasser, nach Aussen abgegeben werden. Indess beschränkt sich die Aufnahme und die Ausgabe von Stoffen nicht auf die zum Unterhalt des Lebens nöthigen Materialien, vielmehr gelangen auch vielfach Körper in die Pflanze, welche diese ohne Nachtheil entbehren kann. In wie weit Körper Nährstoffe sind, und welche Bedeutung die Aufnahme oder die Ausgabe bestimmter Stoffe für die Pflanze hat, wird erst in ferneren Kapiteln behandelt werden, während die Modalitäten des Stoffaustausches in Folgendem ins Auge gefasst werden sollen.

In das Innere einer mit Wasser durchtränkten Zelle können nur solche Flüssigkeiten und gelöste Körper gelangen, welche Zellhaut und Plasmamembran zu imbibiren und dieserhalb diosmotisch zu durchwandern vermögen. Viele Körper gelangen aber wohl in die Zellhaut, nicht aber in das Protoplasma, weil jene durchgehends weit durchlässiger ist als die Plasmamembran und diese viele Stoffe nicht eindringen lässt, welche durch die mit Wasser imbibirte Zellhaut leicht diosmiren. Bekannt ist ja, wie u. a. in Zellsaft gelöste Farbstoffe mit der Tödtung des Protoplasmas leicht durch die Zellhaut in das umgebende Wasser sich verbreiten, und bei Contraktion des Protoplasmakörpers mit gefärbter Salzlösung die farbige Flüssigkeit nur in den zwischen Zellhaut und Plasmamembran gebildeten Raum eindringt.

Ein die Zellhaut imbibirender Körper kann somit in das Innere eines Pflanzenkörpers eindringen, ohne jemals in das Innere einer Zelle seinen Weg zu finden, oder vielleicht erst in der Krone eines Baumes in einen Protoplasmakörper eintreten, nachdem der Weg von der Wurzel bis hierher innerhalb der Zell-

wand zurückgelegt wurde. In der That lässt sich die Verbreitung von Anilinblau oder anderen Farbstoffen, welche man durch die Schnittfläche eines Stengels oder einer Wurzel aufnehmen lässt, innerhalb der ganzen Pflanze verfolgen, obgleich der Protoplasmakörper nichts von denselben aufnimmt. Für andere innerhalb der Zellhaut sich findende Körper ist es zumeist sehr schwierig oder gar nicht zu entscheiden, ob sie jemals in das Protoplasma eintraten, doch dürfte dieses u. a. nicht der Fall sein bei einem guten Theile der Kieselsäure, welche sich unlöslich in Zellhäuten abgelagert findet, und wenn auch die Plasmamembran für Wasser permeabel ist, so wird doch wohl manches Wassertheilchen, das in Dampfform aus der Pflanze tritt, seinen Weg von der aufnehmenden Wurzel ab in Zellwandungen zurückgelegt haben. Ueberhaupt muss ja nicht jeder Körper in Protoplasma oder Zellsaft eindringen, wenn demselben auch der Weg in diese Theile offen steht, und eine Binnenzelle eines Gewebes kann Stoffe zugeführt erhalten, welche in das Lumen umgebender Zellen niemals eindrangen und vielleicht bis dahin nur in der Zellwand fortbewegt wurden. Es bedarf keiner besonderen Erörterungen, dass hier, wie in anderen Fällen, die gleichen Gesichtspunkte für einen aus der Zelle austretenden Körper gelten, mag dieser nun die Pflanze verlassen oder zu einer näher oder ferner gelegenen Zelle hinwandern. Eine in Gewebe eingeschlossene Zelle bezieht überhaupt Stoffe durch Vermittlung der Zellwand in ganz analoger Weise aus ihrer Umgebung, wie eine frei im Wasser schwimmende Zelle aus diesem umgebenden Medium.

Während da, wo an der Oberfläche von Pflanzentheilen die Zellen lückenlos zusammenschliessen, ein Körper in die Zellwandung eindringen muss, um in das Innere des Pflanzenkörpers zu gelangen, ist Aufnahme, sowie Ausgabe von Stoffen ohne Durchwanderung einer Zellhaut möglich, wenn Spaltöffnungen, Lenticellen oder andere capillare Oeffnungen Ausführungsgänge bilden. In der That haben ja die Spaltöffnungen, sowie auch Lenticellen, welche bekanntlich an höheren Pflanzen verbreitet sind, eine wesentliche Bedeutung für den Austausch von Gas und Wasserdampf und an nicht wenigen Pflanzen vermitteln[1] Wasserspalten den Austritt von Flüssigkeit an bestimmten Stellen. In den communicirenden Intercellularräumen wird dann unter Umständen ein Gastheilchen einer fern gelegenen Zelle zugeführt werden können und vielleicht eine grössere Strecke in der Pflanze durchwandern, ohne dabei in eine Zellhaut oder in das Innere einer Zelle einzudringen. Eine solche Aufnahme ist aber unerlässlich für jeden Körper, welcher in Ernährung und Thätigkeit der Pflanze eingreifen soll. Somit beruht denn die Bedeutung der capillaren Ausführungsgänge darin, dass sie den Stoffaustausch erleichtern, indem in die Pflanze und aus der Pflanze Körper ohne eine Durchwanderung von Zellwänden gelangen und ohne solche Durchwanderung ein Körper auf weite Strecken hin befördert werden kann. In letzterem Sinne sind auch bedeutungsvoll alle langgestreckten Elementarorgane, mögen diese nun wie die Holzgefässe Luft, oder wie Milchsaftgefässe und Milchzellen Flüssigkeit führen.

In das Innere einer mit Wasser durchdrungenen Zelle können also flüssige und gelöste Körper nur auf diosmotischem Wege gelangen und auch dann, wenn

---

1) Näheres über diese bei de Bary, vergl. Anat. 1877, p. 54.

eine der Zellhaut entbehrende Primordialzelle vorliegt, ist die diosmotische Durchwanderung von einer, resp. von zwei Plasmamembranen nöthig, um einen flüssigen oder gelösten Körper in das Protoplasma, resp. in den Zellsaft zu führen. Allerdings können auch feste Körper als solche aufgenommen werden, und es ist an den Plasmodien der Myxomyceten leicht zu beobachten, wie Gesteinsfragmentchen, Sporen und andere Körper in das Protoplasma eindringen und auch gelegentlich wieder ausgestossen werden[1]. Die geringe Consistenz des Protoplasmas und die Eigenschaft dieses, eine Wunde sogleich zu schliessen, ermöglichen einen solchen Austausch, welcher gelegentlich auch zwischen Protoplasma und Zellsaft sich abspielt, indem Stärkekörner, Krystalle u. dgl. geformte Körper ihren Weg aus dem Protoplasma in den Zellsaft oder in umgekehrter Richtung finden. Aber selbst in die mit Zellhaut rings umkleideten Zellen gelangen feste Körper, wenn parasitische Pilze oder niedere Organismen sich einbohren. Dagegen handelt es sich natürlich nur um die gewöhnliche Aufnahme gelöster Stoffe, wenn durch ausgeschiedene Säure oder Fermente, überhaupt durch vom Organismus ausgehende Wirkungen, Körper in diosmirende Form gebracht und erst hierdurch aufnahmefähig werden. Solche Wirkungen üben u. a. durch Ausscheidung von Säuren Wurzeln sowie Rhizoiden steinbewohnender Flechten, durch ausgeschiedene Fermente der Embryo auf das Endosperm und vielfach parasitisch oder saprophytisch lebende Pflanzen auf ihren Nährboden; endlich werden auch innerhalb der Pflanze sich benachbarte Zellen häufiger in analogem Sinne beeinflussen.

Da jede lebensthätige Zelle mit Wasser imbibirt ist, und die ein Austrocknen vertragenden Objekte, wie Samen, Moose, Flechten u. a., erst nach Aufnahme von Wasser wieder in thätigen Zustand übergehen, so hat das Endringen von Gasen in trockene organisirte Körper für den Organismus eine nur untergeordnete Bedeutung. Denn in lebensthätigen Pflanzentheilen sind auch die Zellwände abgestorbener Zellen meist mehr oder weniger imbibirt, und nur hier und da kommen peripherisch gelegene todte Elementarorgane im ausgetrockneten Zustande in Betracht. Während durch eine imbibirte Wand Gase, wie durch eine Seifenblase, in gelöster Form, also diosmotisch wandern, scheinen dieselben durch trockene Zellwände in ähnlicher Weise wie durch einen Gypspfropf oder eine Graphitplatte, also durch feine Poren sich bewegen zu können. Der Gasaustausch wird weiterhin in einem besonderen Kapitel behandelt werden, während wir uns hier im Allgemeinen an den Austausch von Stoffen durch imbibirte Membranen halten.

Nicht alle organisirten Körper besitzen gleiche diosmotische Eigenschaften, und insbesondere lassen verkorkte und zumeist auch cuticularisirte Zellhäute Wasser nur schwierig passiren, ohne wohl jemals absolut undurchlässig zu sein. Diese Eigenschaft erlangen die fraglichen Zellhäute namentlich durch mehr oder weniger vollständige Imbibition mit fettartigen, wachsartigen und harzartigen Stoffen, und mit Fett oder Wachs nicht völlig durchtränktes Papier kann am besten die diosmotischen Eigenschaften von Kork und Cuticula versinnlichen. Ist

---

1) de Bary, die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 92. — Ueber Eindringen von kleinen Thieren in Algenfäden, vgl. Hofmeister, Zelle 1867, p. 77. — Andere Beispiele für Uebergang fester Körper aus Protoplasma in Zellsaft sind in § 65 mitgetheilt.

auch ein genügend durchtränktes Papier sogar für Wasser impermeabel, so werden doch noch Gase und auch andere Körper passiren können, welche in dem imbibirenden Oele löslich sind. Auch eine dünne Lamelle aus Kautschuck kann demonstriren, wie trotz der Undurchdringlichkeit für Wasser doch Kohlensäure und andere Gase in immerhin erheblicher Menge durch diese Membran ihren Weg finden. Sind nun auch Kork und Cuticula für Wasser wohl stets nur relativ schwer permeabel, so ist doch diese Eigenschaft bedeutungsvoll für oberirdische Pflanzentheile, welche im allgemeinen von verkorkten oder cuticularisirten Wänden umhüllt sind und so vor allzugrossem Wasserverlust geschützt werden, während Aufnahme und Ausgabe von Gasen in erheblichem Maasse, wenn auch nicht so leicht wie durch reichlich mit Wasser imbibirte Zellhäute möglich ist.

Je nach der spezifisch differenten Qualität der Zellhaut wird ein Körper nicht überall und nicht immer gleich leicht bis zur Plasmamembran gelangen, doch passiren alle Körper, welche durch diese zu diosmiren vermögen, sicher durch alle mit Wasser einigermaassen imbibirten Zellhäute und scheinen selbst verkorkte und cuticularisirte Zellwandungen allgemein durchwandern zu können. Das Hyaloplasmahäutchen verwehrt hingegen vielen Körpern den Durchtritt, welche leicht durch die Zellwand diosmiren.

Die Qualität der Zellhaut, resp. der Plasmamembran, entscheidet nur darüber, ob ein Körper seinen Weg in das Innere der Pflanze, resp. der Zelle findet. Trifft dieses zu, so wird so lange von einem Körper aufgenommen, bis innerhalb und ausserhalb ein Gleichgewichtszustand erzielt ist. Allein durch dauernde Störung dieses Gleichgewichtszustandes wird erreicht, dass eine Pflanze aus sehr verdünnten Lösungen doch allmählich grosse Mengen eines Stoffes und von dem einen Körper viel, von dem anderen Körper nur wenig aufnimmt. Solche Störungen des Gleichgewichtes werden aber erzielt, wenn ein in die Pflanze eingetretener Körper irgend eine leichtere oder tiefer greifende Umwandlung erfährt, gleichviel ob dabei lösliche oder unlösliche Produkte entstehen, und so sind Stoffverwandlungen — diese im weitesten Sinne genommen — die Regulatoren der Stoffaufnahme in quantitativer Hinsicht. Jeder innerhalb einer Zelle in grösserer Menge angehäufte Körper muss deshalb aber auch in das Innere seinen Weg mindestens in etwas anderer Form gefunden haben, als er innerhalb der Zelle gefunden wird.

Die innerhalb der Zelle, im Protoplasma wie im Zellsaft, gelösten Stoffe machen im Contact mit den begrenzenden Plasmamembranen wasseranziehende Wirkungen geltend, vermöge derer Wasser in die Zelle, wie durch eine Pumpe, eingetrieben wird, und in Folge dessen ein hydrostatischer Druck entsteht, welcher spannend auf die dem Protoplasma als Widerlage dienende Zellhaut wirkt. Mit dieser Spannung wächst die mit dem Druck steigende Filtrationsschnelligkeit des Wassers aus der Zelle, und wenn endlich durch diese Filtration in der Zeiteinheit gleichviel Wasser aus der Zelle geschafft, wie durch die osmotische Saugkraft hinein befördert wird, so ist mit diesem Gleichgewichtszustand die osmotische Druckhöhe erreicht und der ferneren Aufnahme von Wasser, nicht aber der Aufnahme anderer Körper, eine Grenze gesetzt. Die Eigenschaften der Plasmamembran ermöglichen, dass schon verdünnte Lösungen Druckhöhen im Werthe von mehreren Atmosphären erzeugen können.

Die diosmotischen Eigenschaften der Zelle.

§ 9. Nachdem im Vorigen die Aufnahme der Stoffe im Allgemeinen behandelt wurde, soll nun noch im näheren zunächst die osmotische Stoffaufnahme in eine Zelle ins Auge gefasst werden, die in einem turgescenten Zustande sich befindet, und deren Zellwand für Wasser leicht permeabel ist. Durch eine solche Zellwand diosmiren, ähnlich wie durch Thierblase, gelöste Krystalloide und auch viele gelöste Colloide, während die Plasmamembran sehr vielen dieser Stoffe den Durchtritt nicht gestattet und somit deren Eindringen in das Protoplasma verhindert. Die grössere Durchlässigkeit der Zellhaut kann, wie schon vorhin erwähnt wurde, anschaulich demonstrirt werden, sowohl durch die im Zellsaft gelösten Farbstoffe, welche erst mit der Tödtung des Protoplasmas in das umgebende Wasser diosmiren, sowie durch Contraction mit gefärbter Zuckerlösung, die dann in dem zwischen Protoplasma und Zellhaut gebildeten Zwischenraume sich ansammelt. Durch solche Contraction wird aber zugleich die Durchlässigkeit der Zellhaut für den wirkenden Körper dargethan, und wenn der contrahirte Protoplasmakörper nicht wieder an Volumen zunimmt, so folgt weiter, dass nennenswerthe Mengen des gelösten Salzes durch die Plasmamembran nicht diosmiren, denn ein solches Eindringen in den Protoplasmakörper oder in den Zellsaft würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Körper im Innern der Plasmamembran und damit eine Volumzunahme des Protoplasmakörpers zur Folge haben. Dagegen dürfen wir annehmen, dass alle diejenigen Stoffe, welche durch das Hyaloplasmahäutchen diosmiren, auch die mit Wasser imbibirte Zellhaut zu durchwandern vermögen. So wird also die Plasmamembran sehr häufig ein weiteres Vordringen in die Zelle hindern, die Zellhaut aber kein Hinderniss sein, dass ein aus dem Protoplasma austretender Stoff sich im umgebenden Wasser verbreitet. Die der Zellhaut eng angepresste Plasmamembran entscheidet also nicht allein darüber, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, sondern durch sie gewinnt auch die Zelle die wichtige Eigenschaft, gelöste Stoffe zurückzuhalten, welche ohne die Plasmamembran von umspülendem Wasser ausgewaschen würden.

Wie eine Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim oder Ferrocyankupfer ist auch das Hyaloplasmahäutchen schwieriger durchlässig, doch lehren natürlich die diosmotischen Eigenschaften einer anderen Niederschlagsmembran nicht, welche Stoffe gerade durch die mit spezifischen Eigenschaften ausgerüstete Plasmamembran passiren. Zwar folgt aus dem Vorkommen von Körpern innerhalb der Zelle, sowie auch aus der Bewegung von Stoffen bei Stoffwanderung und Ausscheidungen, dass viele anorganische und organische Körper die Plasmamembran durchwandern, doch ist zumeist aus diesen Thatsachen nicht zu ersehen, in welcher Form und Verbindung die fraglichen Körper diosmirten. Denn es ist sicher, dass vielfach nur vorübergehend, und vielleicht hier und da nur während des Durchtrittes durch die Plasmamembran, der geeignete Lösungszustand eines Körpers geschaffen wird, und ferner mögen von dem lebensthätigen Organismus wohl auch Wirkungen ausgehen, durch welche die diosmotische Qualität der Plasmamembran zeitweise mehr oder weniger verändert wird. Deshalb vermögen auch Versuche mit gegebenen Lösungen nicht ohne weiteres einen allseitig befriedigenden Aufschluss über die Phänomene des Stoff-

austausches einer lebendigen Zelle zu geben, obgleich allerdings derartige, unter verschiedenen Bedingungen angestellte und kritisch geleitete Experimente die Fundamente liefern müssen, um Aufnahme und Ausgabe von Stoffen, wie solche in lebensthätigen Zellen sich thatsächlich abspielt, aus der Qualität der Plasmamembran und des diosmirenden Körpers erklären zu können. Leider ist unsere derzeitige Kenntniss in dieser Hinsicht sehr mangelhaft, und viele mit dem diosmotischen Austausch verknüpfte wichtige Fragen sind nicht befriedigend zu erklären. Dieses gilt z. B. auch für die Wanderung von Zuckerarten von Zelle zu Zelle oder für deren Aufnahme in Schimmelpilze aus umgebenden Lösungen. Denn thatsächlich wird bei direkten Experimenten mit Lösungen von Traubenzucker oder Rohrzucker ein diosmotisches Eindringen in das Protoplasma nicht gefunden und zudem muss, um die Anhäufung von Zuckerarten in einzelnen Zellen zu ermöglichen, der Lösungszustand dieser innerhalb der Zellen in irgend einer Weise von der Form abweichen, in welcher diese Körper das Hyaloplasmahäutchen passirten. Diese und anderweitige Fragen bieten sich aber, wie für die Zuckerarten, für sehr viele andere in die Zelle eintretende oder aus dieser austretende Körper.

Die Plasmamembran eines lebenden Protoplasmakörpers dürfte in der That kaum stets gleiche diosmotische Eigenschaften besitzen, vielmehr ist es wahrscheinlich, dass diese durch von Innen oder von Aussen kommende Einwirkungen variiren, und vielleicht ändert sich auch unter Umständen die Constitution der Plasmamembran. Denn die Micellen dieser können ja in dem lebendigen Protoplasma wieder vertheilt werden, und wie deshalb kaum jemals unverändert dieselben Stofftheilchen das Hyaloplasmahäutchen aufbauen, ist eine gewisse Aenderung in der Constitution dieses da naheliegend, wo mit dem Entwicklungsstadium die Qualität des Protoplasmakörpers selbst modificirt wird. Mag es sich dabei nun einfach um Vergrösserung oder Verkleinerung oder sonstige Aenderung der aufbauenden Micellen, oder um Einschiebung ungleichartiger Micellen handeln, in etwas werden die diosmotischen Eigenschaften der Plasmamembran im Allgemeinen stets verändert werden. Solches ist auch zu erwarten, wenn durch einwirkende Agentien der Quellungszustand der Plasmamembran und damit die Grösse der intermicellaren Räume gesteigert oder vermindert wird. Diese und andere Einflüsse dürften wohl bei der leichten Verschiebbarkeit der constituirenden Theilchen, welche in der wachsthumsfähigen Plasmamembran ja thatsächlich existirt, viel weiter gehende Erfolge erzielen, als in einer Zellhaut und überhaupt in einem festeren organisirten Körper.

Durch Auseinanderdrängen der leicht verschiebbaren Micellen werden ferner, sobald nur die wechselseitigen Anziehungskräfte genügend sind, solche Körper ihren Weg in und durch die Plasmamembran finden, deren constituirende Theilchen einen grösseren Durchmesser als die intermicellaren Räume haben. Denn wie sich die Plasmamembran hinter einem Krystall oder einem Stärkekorn, wenn diese gewaltsam hindurchgepresst wurden, sofort wieder schliesst, und somit während und nach dem Durchgang eine Lücke nicht besteht, welche anderen sonst nicht diosmirenden Körpern den Durchtritt gestattet, wird natürlich auch ein gelöstes Körpertheilchen im analogen Sinne durch die Plasmamembran zu dringen vermögen, wenn irgendwie durch treibende Kräfte

ein Eindrängen erzwungen wird, und solche treibende Kräfte können auch in wechselseitigen Anziehungen zwischen Membran und diosmirendem Körper ihren Ursprung haben.

Selbst solche Körper, welche als feste Bausteine in die Plasmamembran eingelagert werden, können diese unter Umständen durchwandern, und wir dürfen auch einen derartigen Durchgang einen diosmotischen nennen. Thatsächlich werden ja constituirende Micellen des Hyaloplasmahäutchens in das Protoplasma gelegentlich wieder aufgenommen, und wenn eine umgebende Flüssigkeit lösende Wirkungen ausübt, ist ein Uebergang in diese ebenso gut möglich. In solcher Weise findet offenbar auch etwas Gerbsäure ihren Weg in einen Leimtropfen, welcher sich beim Eintauchen in eine Gerbsäurelösung mit einer Niederschlagsmembran umkleidete, indem eben der gerbsaure Leim sowohl in Leim, als auch in Gerbsäure ein wenig löslich ist.

In Obigem ist zwar keine erschöpfende Darstellung alles dessen gegeben, was hinsichtlich des Durchganges eines Körpers durch die Plasmamembran zu beachten ist, immerhin reicht das Gesagte aus, um zu zeigen, dass die Permeabilität der Plasmamembran nicht einfach nach den diosmotischen Vorgängen beurtheilt werden darf, wie solche eine Zellhaut, eine künstliche Niederschlagsmembran, eine ihrer Wachsthumsfähigkeit beraubte Plasmamembran und selbst ein Protoplasmakörper bietet, dessen Lebensthätigkeit gehemmt ist. Der erwähnten Eigenschaften halber würde es auch nicht wunderbar sein, wenn, was freilich bis jetzt nicht bekannt ist, ein gelöster Körper wohl durch die Plasmamembran, aber nicht durch die Zellhaut diosmiren sollte, obgleich jene sicher viel engere intermicellare Räume besitzt als die Zellhaut, in welcher voraussichtlich sogar Kanälchen bestehen, die nicht in ihrer ganzen Ausdehnung durch die von den Micellen ausgehenden Molekularkräfte beherrscht werden.

Obige Darstellung ist auf die in meinen Osmotischen Untersuchungen (1877, p. 154) niedergelegten Untersuchungen gestützt, in denen es darauf ankam, das Wesen und die Bedeutung der Plasmamembran im Allgemeinen kennen zu lernen. Welche Körper nun gerade durch die Plasmamembran diosmiren und unter welchen Bedingungen jene eventuell das Hyaloplasmahäutchen durchwandern, darüber sind unsere Erfahrungen noch sehr lückenhaft.

Ein direkter Durchgang lässt sich für Säuren (Salzsäure, Essigsäure u. s. w.), sowie für ätzende und kohlensaure Alkalien leicht demonstriren, wenn man diese in sehr verdünntem Zustand auf Zellen mit blau, resp. roth gefärbtem Zellsaft (Blumenblätter von Pulmonaria, Staubfadenhare von Tradescantia) einwirken lässt. Sofern nicht Cuticula hemmend wirkt, tritt Röthung, resp. Bläuung sogleich ein und durch Auswaschen mit Wasser kann die Reaktion wieder beseitigt werden, welche bei sehr grosser Verdünnung der Agentien und bei nicht zu langer Einwirkung das Leben des Protoplasmas nicht schädigt. Ebenso dringen Jod und Quecksilbersublimat sehr schnell ein, tödten indess sehr leicht das Protoplasma (l. c. p. 140).

Um die Durchlässigkeit der Zellen in rothen Rüben, für Zucker und verschiedene neutrale Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Kalisalpeter u. a.) zu prüfen, contrahirte de Vries[1]) mit Lösungen genügender Concentration und fand hierbei, dass auch nach längerem Aufenthalt in der Lösung der Protoplasmakörper contrahirt blieb. Jedenfalls hatten also erhebliche Mengen dieser Salze ihren Weg in das Protoplasma unter diesen Verhältnissen nicht gefunden.

Ein Austritt von Zuckerarten ist nicht zu constatiren, wenn zuvor gut abgespülte Stücke

---

1) S. l. perméab. d. protopl. des betteraves rouges. Arch. Néerland. 1871, Bd. VI. Vgl. auch Pfeffer l. c. p. 158.

von rothen Rüben oder von Futterrüben einige Stunden, oder selbst einige Tage im Wasser untergetaucht gehalten werden[1], und ebenso fand sich keine Zuckerart in dem Wasser, in welchem eine grössere Zahl der Wurzeln von Weizen, Gerste und Mais während 20 Tage[2], die Wurzeln von Lupinen[3] während 9 Tagen vegetirt hatten. Dagegen fand Boussingault (l. c.) allerdings Zucker in dem Wasser, in welchem einige Zeit Blätter von Agave americana oder von Boussingaultia gehalten worden waren. Ein sicheres Argument für Diosmose von Zuckerarten durch die Plasmamembran ist indess damit nicht geliefert, da der Beweis fehlt, dass der gefundene Zucker nicht aus abgestorbenen oder zersprengten Zellen stammt, wie das sicher zum Theil der Fall war bei den von Boussingault und Detmer mitgetheilten Versuchen, in denen Früchte Zucker an Wasser abgaben. Dieserhalb und auch noch aus andern Gründen ist ein solches positives Resultat nicht ohne weiteres im Stande, den diosmotischen Austritt eines Körpers aus der Zelle zu beweisen[4], und ich übergehe deshalb hier andere derartige Versuche.

Bemerkenswerth sind die Beobachtungen C. v. Nägeli's[5], nach denen Presshefe, wenn sie keine Gährung bewirkt, in neutralen wie sauren Flüssigkeiten stets Peptone, dagegen nur in alkalischen Lösungen Eiweissstoffe ausscheidet. Bei energischer Alkoholgährung treten aber auch noch in schwach saure, nicht in stärker saure Flüssigkeit Eiweissstoffe über. Es hat also sowohl Gährthätigkeit, als auch Reaktion der Lösung Einfluss auf die Diosmose und jene wirkt ähnlich wie eine schwach alkalische Reaktion einer Lösung auf Durchtritt von Eiweissstoffen. Nach Nägeli würde diese Wirkung darin zu suchen sein, dass Alkalien, sowie die durch Gährthätigkeit erzielte Bewegung, die Vereinigung der Micellen zu Micellverbänden verhindert, während sich in saurer Lösung solche nicht diosmirende Micellverbände bilden. Mag nun diese Erklärung genügen oder mögen noch andere Umstände mitwirken, so ist doch soviel gewiss, dass sowohl äussere Einwirkungen, wie auch innere Thätigkeit auf die Diosmose eines immer in der Hefe vorhandenen Stoffes Einfluss haben. Uebrigens ist die Wirkung der genannten Reagentien auf Eiweissstoffe eine derartige, dass diese auch durch die Zellwand todter Hefezellen nur in alkalische Lösung diosmiren, während im Gegensatz hierzu Pepsin nur in saurer Lösung die Zellwand einer Hefezelle zu durchwandern scheint[6].

Die oben mitgetheilten negativen Resultate über die Diosmose der Zuckerarten sind, wie übrigens u. a. auch die mit Salzlösungen erhaltenen negativen Resultate, geeignet zu zeigen, wie mangelhaft unsere Kenntnisse hinsichtlich des diosmotischen Durchtritts bestimmter Körper sind. Denn thatsächlich nehmen Schimmelpilze Zucker aus Lösungen auf, in manchen Nektarien wird solcher bestimmt aus Zellen ausgeschieden, und bei der Stoffwanderung in keimenden Samen geht Zucker sehr gewöhnlich von einer Zelle in die andere über. Demnach sprechen direkte Experimente gegen eine Diosmose von Zucker durch die Plasmamembran, und zu gleichem Schlusse führt die Anhäufung verschiedener Zuckerarten innerhalb der Zellen vieler Pflanzen. So muss es denn unentschieden bleiben, ob Zucker als solcher diosmirt, und wenn, so müsste dieses nur unter bestimmten Bedingungen zutreffen, welche entweder mit einer Veränderung im Lösungszustand der Zuckerarten oder in den Eigenschaften der Plasmamembran gegeben sein würden. Fragen analoger Art drängen sich auf, wenn wir etwa Salze ins Auge fassen, deren Eintritt in das Protoplasma nicht direkt zu constatiren ist, die aber thatsächlich aufgenommen und in der Zelle aufgespeichert werden. So finden sich u. a. salpetersaure Salze zuweilen so reichlich in der

---

1) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 4. J. Boussingault, Agron., Chim. agric. et Physiol. 1874, Bd. 5, p. 309. — Pfeffer, l. c. p. 158.

2) J. Boussingault, l. c. p. 309. — Vgl. auch W. Detmer, Journal für Landwirthschaft 1879, Bd. XXVII, p. 382.

3) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. 125.

4) So fanden u. a. E. Schulze und W. Umlauft (Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. 828) in dem Keimwasser von Lupinen eine gewisse Menge von Aschenbestandtheilen und von organischen Stoffen und nach Detmer (Physiol. Unters. über den Keimungsprocess in Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik Bd. II, Heft 4, p. 18 des Separatabzuges) würde Asparagin aus Lupinenwurzeln diosmiren.

5) Theorie der Gährung 1879, p. 97 und 105.

6) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1878 (4. Mai) p. 169.

Pflanze, dass getrocknete Pflanzentheile mit Funkensprühen verbrennen, und dass Salpeter, wenn es als einziges Salz der Pflanze in Lösung dargeboten war, reichlich und zwar in die Zellen aufgenommen wird, geht aus Versuchen von W. Wolf[1] hervor. Es wurde in diesen die ansehnliche Aufnahme von Salpeter aus einer dargebotenen Lösung, sowie die Ansammlung dieses Salzes in den Versuchspflanzen (Feuerbohnen und Mais) constatirt, und dass der Salpeter fast ganz innerhalb der Zellen sich fand, ist daraus zu entnehmen, dass die Wurzeln nach Einstellen in reines Wasser nur Spuren von Salpeter an dieses zurückgaben. Ist nun hier der Salpeter als solcher durch die Plasmamembran gegangen, und unter welchen Bedingungen ist dieses möglich, werden zu dem Ende vielleicht in Wasser bestehende Molekularverbindungen zertrümmert, oder wird gar der Salpeter so zerlegt, dass innerhalb der Plasmamembran Kali und Salpetersäure, beides faktisch diosmirende Körper, sich getrennt bewegen? — diese und viele andere Fragen drängen sich auf, lassen sich aber nicht bestimmt beantworten. Es würde überflüssig sein, eine Reihe anderer Möglichkeiten anzuführen, da das Gesagte genügt, die derzeitige Sachlage zu kennzeichnen. Thatsächlich werden ja sehr viele organische und anorganische Körper in Zellen aufgenommen und aus diesen ausgegeben, aber es ist eine nur sehr beschränkte Zahl von Körpern, für welche bis dahin nach dem Erfolg direkter Experimente behauptet werden kann, dass sie wie Wasser, Säuren (auch Kohlensäure), sowie ätzende und kohlensaure Alkalien in der Form, wie sie in Lösung bestehen, durch die Plasmamembran in jedem Falle diosmiren.

Das Protoplasma besitzt aber durchaus nicht die Eigenschaft, nur die für die Pflanze nöthigen und nützlichen Stoffe aufzunehmen, vielmehr finden in jenes beliebige Körper ihren Weg, sofern sie nur durch die Plasmamembran diosmiren. In der That werden die verschiedensten unnöthigen Elementarstoffe, wenn solche in dem Nährboden dargeboten waren, in der Pflanze gefunden, und für manche entbehrliche Körper, wie für die Carbonate von Lithium und Caesium, kann man den Eintritt in die lebende Zelle in gleicher Weise, wie für Kaliumcarbonat leicht nachweisen. Experimente, wie sie von Saussure[2], Vogel[3], Trinchinetti[4] u. A. angestellt wurden, haben für uns wenig Bedeutung, da sie wohl das Eindringen unnöthiger Stoffe in das Innere einer Pflanze constatirten, indess nicht feststellten, ob auch in das Innere einer lebenden Zelle der fragliche Körper seinen Weg fand, und zudem wurde in diesen Versuchen sicherlich öfters eine Tödtung des Protoplasmas durch schädliche Stoffe herbeigeführt.

Theorie der Osmose. Indem ich hinsichtlich der Theorie der Osmose auf die physikalischen Handbücher und auf meine Osmotischen Untersuchungen verweise, beschränke ich mich hier auf einige gedrängte Angaben. Durch eine Membran — mag diese aus organisirten oder unorganisirten Körpern gebildet sein — kann ein flüssiger oder gelöster Körper nur dann diosmiren, wenn er imbibirt wird, und auf der Theorie der Imbibition basirt auch die Theorie der Diosmose. Ein gelöster Körper bringt aber, auch wenn er nicht imbibirt wird, noch osmotische Wirkung hervor, indem er in Contact mit einer Membran einen Wasserstrom bewirkt, welcher nach dem gelösten Stoffe hin gerichtet ist und durch die anziehende Wirkung veranlasst wird, welche dieser an der Contactfläche gegen das in der Membran und an deren Oberfläche vorhandene Wasser geltend macht. Da in künstliche Niederschlagsmembranen und ebenso in die Plasmamembran viele gelöste Stoffe nicht imbibirt werden, so ist bei Anwendung jener Membranen dieser einfachste Fall der Osmose häufig gegeben. Das Wesen der Osmose beruht also nicht darin, dass gleichzeitig zwei Körper nach entgegengesetzter Richtung eine Membran durchwandern, und von einem endosmotischen Aequivalent (ein Ausdruck für die Relation dieses Austausches, auf welchen vielfach zu viel Gewicht gelegt wurde) kann in jenem Falle nicht die Rede sein, in welchem nur Wasser durch eine Membran diosmirt.

Zur Durchwanderung einer Membran bieten sich für Wasser und gelöste Körper als Wege diejenigen Räume dar, in welche sie imbibirt werden. Innerhalb dieser ist natürlich die Beweglichkeit der Stofftheilchen ungleich gross, je nachdem diese durch die von den

1) Landwirthschaftliche Versuchsstationen 1864, Bd. VI, p. 220.

2) Rech. chimiq. s. l. végétation 1804, p. 247.

3) Erdmann's Journ. f. prakt. Chemie 1842, Bd. 25, p. 209.

4) Bot. Zeitg. 1845, p. 111. — Vgl. auch Lit. u. Versuche bei Dehérain, Annal. d. scienc. naturell. 1867, V, Bd. 8, p. 180.

Membrantheilchen ausgehenden Anziehungskräfte mehr oder weniger fest gebunden sind, und wenn in einer Membran Poren von solcher Weite vorhanden sind, dass diese nicht in ihrer ganzen Ausdehnung in den Bereich der von der Membransubstanz ausgehenden Molekularwirkung fallen, werden Wasser und gelöste Körper sich innerhalb eines solchen Porus wie in einer engen Capillare bewegen. Molekulare und kapillare Osmose dürften in einer Thierblase oder in einer vegetabilischen Zellhaut gleichzeitig von statten gehen, während in der Plasmamembran, wie in den meisten künstlichen Niederschlagsmembranen, wohl nur, oder wenigstens wesentlich molekulare Osmose zu Stande kommt. Falls ein festes oder auch ein gelöstes grösseres Körpertheilchen nur während seines Durchganges die Micellen der Plasmamembran weiter auseinanderdrängt, den Porus aber dabei so zu sagen verstopft, so hat ein solcher Durchtritt eine wesentlich andere Bedeutung als die Osmose durch fortbestehende kapillare Räume.

Bei Behandlung der Imbibition ist mitgetheilt, wie Wasser und ein gelöster Körper in einem anderen Verhältniss imbibirt werden, als sie in der Lösung gegeben waren, und da ja die Osmose durch die Imbibition geregelt wird, geht durch eine Membran eine relativ grössere Menge von Wasser in allen den Fällen, in welchen Wasser in bevorzugter Weise imbibirt wird. Es spricht sich dieses sowohl in dem endosmotischen Aequivalente aus, wie in der Abnahme des Salzgehaltes einer Lösung, welche durch eine Membran filtrirt wird. Da aber innerhalb der Wirkungssphäre der Micellen eine, mit dem Abstand bezüglich des Salzgehaltes veränderliche Zone besteht, so ist auch das Verhältniss, in welchem Salz und Wasser in dieser Zone ausgetauscht werden, veränderlich, und in gegebenen Fällen mögen die der Micelle nächsten Bezirke ganz frei von Salz sein. Ob neben dem unerlässlichen intermicellaren Austausch auch gelegentlich ein Durchgang durch die Micellen organisirter Körper vorkommt, hat mit Rücksicht auf unsere derzeitige Kenntniss der diosmotischen Vorgänge in der Pflanze zu wenig Bedeutung, um hier näher diskutirt zu werden. So gut wie indess Körper in die Constitution von Micellen eingeführt und aus diesen wieder entfernt werden können, ist die Möglichkeit des Durchganges eines Körpers durch die Micellen vorhanden, und unter Zuhülfenahme der früher erwähnten Schiessbaumwolle würde in der That Salpetersäure durch Cellulosemicellen befördert werden können. Mit Nägeli[1] kann ich deshalb einen osmotischen Durchgang durch die Micellen nicht für unzulässig halten, auch nicht für Wasser, welches eben nicht immer fest gebunden ist, vielmehr zuweilen leicht abgespalten werden kann. Dass solches auch durch wasserentziehende Mittel möglich ist, können Cobaltsalze beweisen, welche durch ihre Farbenänderung den Verlust an Krystallwasser unmittelbar anzeigen.

Die diosmotischen Eigenschaften der Cuticula und des Korkes.

§ 10. Die Zellwände sind nicht in gleicher Weise für Wasser durchlässig, und insbesondere sind Cuticula und Kork für Wasser schwieriger permeabel[2]. Doch scheinen diese niemals die Fähigkeit, Wasser zu imbibiren, ganz eingebüsst zu haben, und wo längere Zeit verstreicht, ehe ein Durchdringen von Wasser bemerklich ist, dürfte die Ursache darin liegen, dass Ueberzüge von wachsartigen oder harzartigen Stoffen zunächst eine Benetzung verhinderten.

Die Imbibitionsfähigkeit ist aber für verkorkte und cuticularisirte Wände spezifisch verschieden, und insbesondere ist für die Cuticula leicht zu constatiren, wie diese an submersen und auch an den zeitlebens im Boden bleibenden Pflanzentheilen meist wesentlich leichter Wasser und gelöste Körper passiren lässt, als die Cuticula an oberirdischen Pflanzentheilen. Auch für Kork ist ein solcher Unterschied wahrscheinlich, jedoch bis dahin noch nicht genau

1) Theorie der Gährung 1879, p. 132.

2) Ueber Cuticula und Kork, sowie deren Vorkommen siehe de Bary, Vergl. Anatomie 1877, p. 77 und 114.

genug untersucht. Die erwähnte Differenz der Cuticula steht nun offenbar in Zusammenhang damit, dass an den submersen und im Boden befindlichen Theilen nicht oder nur in geringem Grade wachsartige und harzartige Stoffe eingelagert sind, während solche Einlagerungen an den in Luft befindlichen Theilen vielleicht niemals fehlen.

Wie für Wasser sind Cuticula und Kork sicher für viele gelöste Stoffe gleichfalls weniger durchlässig als andere Zellhäute, doch kann man nicht von vornherein behaupten, dass solches allgemein zutrifft, und entscheidende Untersuchungen gibt es nicht. Denn wenn auch Wasser gar nicht imbibirt wird, können ja deshalb doch noch andere Stoffe diosmiren, wie z. B. ein aus einer Kautschuckhaut gebildeter Ballon lehren kann, aus welchem Alkohol und Kohlensäure ihren Weg finden, wenn diese in wässriger Lösung eingefüllt wurden. Der Durchgang von Kohlensäure und manchen anderen Gasen scheint in der That, nach später mitzutheilenden Untersuchungen, nicht in dem Maasse wie der Durchgang von Wasser gehemmt zu sein. Doch dürften die für die Pflanze in Betracht kommenden Gase durchgehends schneller durch eine viel Wasser aufnehmende Membran passiren, als durch die nur weniger quellungsfähigen cuticularisirten und verkorkten Wände.

Im Allgemeinen werden Cuticula und Kork den Zutritt von Wasser und gelösten Stoffen zu dem Protoplasma mehr oder weniger verlangsamen, doch dürften alle diejenigen Körper, welche durch die Plasmamembran diosmiren, auch immer ihren Weg durch benetzte cuticularisirte und verkorkte Wandung finden. Bestimmte Untersuchungen in dieser Richtung fehlen, und so lässt sich auch nicht sagen, ob es Körper gibt, welche wohl durch gewöhnliche Zellwandungen, aber nicht durch Cuticula und Kork diosmiren. Uebrigens ist bekannt, dass die Epidermiszellen nur nach einer Seite hin cuticularisirte Wandung zu besitzen pflegen.

Die Durchlässigkeit so mächtiger Cuticula, wie sie die Blätter von Ilex aquifolium und Buxus sempervirens besitzen, lässt sich sehr einfach demonstriren, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite etwas Kochsalz oder Zucker bringt und diese Stoffe mit etwas Wasser anfeuchtet. Bei Aufenthalt in einem dampfreichen Raume zeigt nach einigen Stunden, sicher im Verlauf eines Tages, die Lösung der genannten Stoffe und die allmähliche Vermehrung der Flüssigkeit den diosmotischen Durchtritt von Wasser an. Ein solcher ist auch auf gleiche Weise für die mehrschichtige Korklage der Kartoffel festzustellen. Dieses einfache Experiment ist entscheidender als alle Versuche, welche mit abgetrennten Hautstücken angestellt sind, sei es dass an diesen die Durchlässigkeit für Wasser durch Druckfiltration oder durch osmotische Wirkungen controlirt wurde. Derartige Versuche wurden u. a. von Hofmeister[1], Eder[2] und Zacharias[3] angestellt. Ohne näher auf diese Versuche und ihre Ausführung einzugehen, erwähne ich nur, dass in den ausgedehnteren Experimenten Eder's Korklamellen zuweilen erst nach längerer Zeit eine osmotische Durchsaugung von Wasser ergaben, wobei ich unentschieden lassen muss, ob der Grund in mangelhafter Benetzung oder in anderen Ursachen zu suchen ist. Die Durchlässigkeit für Wasser ergibt sich auch daraus, dass selbst da noch Wasserdampf abgegeben wird, wo ein anderer Weg als durch mächtige Cuticula oder durch ansehnliche Korkschicht unmöglich ist. Näheres im Kapitel Transpiration. Weiter lehrt das Austrocknen schon verkorkter Zellen den Durchgang von Wasser oder Wasserdampf, und bekanntlich zeigt auch Flaschenkork bei

1) Pflanzenzelle 1867, p. 238.
2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 258.
3) Bot. Zeitg. 1879, p. 644.

längerem Verweilen in Wasser ein merkliches Aufquellen, welches ja nur von einer gewissen Imbibition der Wandung herrühren kann.

Wie Wasser durch submerse Pflanzentheile, sowie durch jüngere Wurzeln schneller diosmirt, geht schon aus dem weit schnelleren Welken hervor, welches solche Pflanzentheile in der Luft ergeben, und kann bei Aufsetzung von etwas Salz aus dem weit schnelleren osmotischen Wasseraustritt leicht ersehen werden. Auch lässt augenscheinlich die Cuticula gewisser Pollenkörner ziemlich schnell Wasser passiren, da zuweilen bald nach Einbringen in Wasser Zersprengen durch osmotische Druckkraft erfolgt.

Der osmotische Durchgang von Salzen lässt sich an geeigneten Objekten aus der Contraction des Protoplasmakörpers entnehmen, wobei sich ergibt, dass insbesondere die Cuticula an Luft befindlicher Pflanzentheile viel weniger leicht gelöste Körper hindurchlässt, als die submerser Pflanzentheile. Auch kann man in den Staubfadenhaaren von Tradescantia und in den Drüsenhaaren des Blattes von Drosera aus den Reaktionen, welche Ammoniak im Zellsaft hervorruft, sehr schön ersehen, wie dieser Körper viel schneller durch nicht cuticularisirte Zellhäute diosmirt.[1]

Die osmotische Druckkraft in der Zelle.

§ 11. Die in der Zelle gelöst vorhandenen Stoffe erzeugen in Contact mit der Plasmamembran eine osmotische hydrostatische Druckkraft, vermöge welcher zunächst die äussere Plasmamembran an die Zellwand angepresst wird, welcher ja bekanntlich in vegetirenden Zellen normalerweise eine Schicht von Wandprotoplasma innig angeschmiegt ist. Nicht die Zellhaut, sondern die Qualität der Plasmamembran ist bestimmend für die osmotische Wirkung, welche gelöste Inhaltsstoffe hervorbringen, doch können so hohe osmotische Druckkräfte, wie sie thatsächlich bestehen, nur zu Stande kommen, indem die genügend resistente Zellhaut als Widerlage dient. Denn gemäss seiner geringen Cohäsion wird ja das Protoplasma auch schon durch eine geringe, von Innen her wirkende Kraft gedehnt und eventuell zersprengt werden; in Primordialzellen können deshalb auch, sofern nicht etwa grössere Cohäsion dem Protoplasma zukommt, einigermaassen erhebliche osmotische Druckkräfte, resp. gelöste Körper, die solche zu erzeugen vermögen, nicht vorhanden sein. Die Zellhaut hat natürlich eine dem von Innen her wirkenden Drucke entsprechende Gegenwirkung auszuüben und wird dabei nach Maassgabe des wirksamen Zuges und ihrer Cohäsionsverhältnisse gedehnt, resp. zerrissen, wenn ihre Festigkeit nicht genügend ist, wie letzteres u. a. manche Pollenkörner beim Einlegen in reines Wasser zeigen. Durch diese Spannung zwischen Haut und Inhalt, welche als Turgor bezeichnet wird, erlangt die Zelle eine gewisse Straffheit aus den gleichen Gründen, welche eine Thierblase straff werden lassen, wenn Wasser gewaltsam in diese gepresst wird.[2]

Das osmotische System in einer Zelle kann eine Niederschlagsmembran versinnlichen, welche gegen eine poröse Thonzelle (oder Thierblase) angepresst ist, die der Niederschlagsmembran, wie in der Pflanzenzelle die Zellhaut der angrenzenden Plasmamembran, als Widerlage dient. Mit solchen auf poröse Thonzellen aufgelagerten Niederschlagsmembramen konnte ich die Druckkraft prüfen, welche durch osmotische Wirkung einer eingefüllten Lösung zu Wege kommt, und diese Druckkraft würde natürlich unverändert bleiben, wenn eine

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 199.

2) Vgl. Nägeli und Schwendener, Mikroskop. 1877, II. Aufl., p. 404.

aus einer Niederschlagsmembran gebildete und mit gleicher Lösung gefüllte kleinere Zelle frei schwebend in dem Innern des Apparates sich befände. Auf der Membran der frei schwebenden Zelle lastet aber kein einseitiger Druck, weil beiderseitig sich Lösungen gleicher osmotischer Leistung befinden. Wenn dieses nicht zuträfe, z. B. die innere Lösung weniger wirksam wäre, würde aus der frei schwebenden Zelle so lange Wasser diosmiren, bis die innerhalb dieser befindliche Lösung des nicht diosmirenden Körpers durch Concentration die entsprechende osmotische Wirksamkeit erlangte. Ein solches System zweier in einander geschachtelter Plasmamembranen ist nun auch die Pflanzenzelle (vgl. Fig. 3 p. 34), und es ändert am Wesen der Sache nichts, ob der Protoplasmakörper nur eine Wandschicht bildet, oder Stränge und Bänder desselben den Binnenraum der Zelle durchsetzen. Ohne weiteres ist es auch klar, dass das osmotische System um eine weitere eingeschachtelte Membran vermehrt wird, wenn von einer Niederschlagsmembran umgrenzte Tropfen einer Gerbsäurelösung im Zellsaft vorhanden sind.

Mit der Thatsache, dass die im Protoplasma gelösten Stoffe nicht in den Zellsaft diosmiren, ist die Existenz des bezeichneten osmotischen Systems erwiesen, denn gelöste Stoffe müssen jedenfalls osmotische Wirkungen hervorbringen, welcher Art auch die Mittel sind, welche, trotz Austausch von Wasser, ihren Uebergang in die Umgebung verhindern.[1] Fehlten osmotische Leistungen im Protoplasma, so würde dasselbe mit dem vollen Druck, welchen osmotische Wirkungen im Zellsaft erzielen, zwischen diesen und die Zellhaut zusammengequetscht, hätte also öfters eine Pressung von 10 und mehr Atmosphären auszuhalten. Mit dem Vorhandensein osmotisch wirksamer Stoffe im Protoplasma fällt diese Compression aber hinweg, und nur auf der an die Zellhaut gelagerten Plasmamembran lastet, analog wie auf der an die Thonzelle angeschmiegten Niederschlagsmembran, der volle Druck, welcher durch osmotische Wirkungen in der Zelle zu Stande kommt. Allerdings müssen nicht auf beiden Seiten des Zellsaft und Protoplasma trennenden Hyaloplasmahäutchens ganz gleiche osmotische Leistungen vorhanden sein, da das Protoplasma vermöge seiner Imbibitionskraft einem gewissen Ueberdruck von Seiten des Zellsaftes das Gleichgewicht halten kann. Imbibitionskraft und osmotische Leistung steigern sich natürlich gleichzeitig, wenn etwa im Zellsaft ein vermehrter hydrostatischer Druck entsteht und das dieserhalb comprimirte Protoplasma Wasser verliert.

Dass die osmotische Leistung der in der Zelle gelösten Stoffe nicht von der Zellhaut abhängt, bedarf nach dem Gesagten keiner besonderen Argumentation. Uebrigens geht es auch schlagend bei jeder Tödtung des Protoplasmas daraus hervor, dass der Turgor sofort sinkt, obgleich zunächst die gelösten Stoffe noch innerhalb der Zellhaut vorhanden sind und in Contact mit dieser osmotische Wirkungen erzielen können. Ebenso sinkt die osmotische Druckkraft augenblicklich, wenn in der einer Thonzelle aufgelagerten Niederschlagsmembran irgend ein Riss entsteht.

Wird ein gelöster Körper durch Imbibition in die Zellhaut in Contact mit der anliegenden Plasmamembran gebracht, so wird, entsprechend der osmo-

---

[1] Auch die Vacuolenbildung in den in Wasser gebrachten Protoplasmamassen zeigt die osmotische Wirkung gelöster Inhaltsstoffe an.

tischen Leistung dieses, der Turgor vermindert oder gänzlich aufgehoben. In letzterem Falle wird der Protoplasmakörper in bekannter Weise so weit contrahirt, bis durch die steigende Concentration des Inhaltes eine der osmotischen Leistung der Aussenlösung gleiche Gegenwirkung erreicht ist; — diese Contraction durch Lösungen hat de Vries[1]) Plasmolyse genannt. Natürlich verliert bei solcher Einwirkung zunächst das Protoplasma Wasser, welches dann, des gestörten Gleichgewichtes halber, dem Zellsaft und allen mit einer Plasmamembran abgegrenzten Theilen (auch bis zu gewissem Grade imbibirten festen Körpern) entzogen wird. Das relative Volumen der so abgegrenzten Theile ändert sich aber auch dann, wenn durch eine Thätigkeit des Organismus, überhaupt durch irgend eine Ursache, nur im Protoplasma oder nur im Zellsaft der osmotische Werth der gelösten Stoffe variirte. Solche Variationen müssen im Organismus sehr gewöhnlich herbeigeführt werden, indem z. B. aus löslichen unlösliche Körper entstehen, und umgekehrt, oder indem aus einem gelösten Stoffe ein anderer gelöster Körper von höherer oder geringerer osmotischer Leistung hervorgeht.

Wie in künstlichen Niederschlagsmembranen, erzeugen auch in der Plasmamembran schon verdünnte Lösungen krystalloider Körper sehr hohe Druckkräfte, während die Lösungen colloidaler Körper relativ sehr wenig leisten. Deshalb ist zur Erzielung gleichstarker Contraction des Protoplasmas von einem Krystalloidkörper eine verdünnte, von einem Colloidkörper eine weit concentrirtere Lösung nöthig, und der concentrirten Colloidlösung in einem Gerbsäuretropfen hält bei Mimosa pudica der viel verdünntere Zellsaft das Gleichgewicht. Da letzterer zumeist Krystalloidkörper (mit oder ohne Colloide) gelöst enthält, so würde dieserhalb im Protoplasma eine concentrirte Lösung colloidaler Proteinstoffe bestehen können, doch ist bis dahin nicht sicher gestellt, in welchem Maasse gelöste Eiweissstoffe im Protoplasma enthalten sind, und welchen Antheil andere gelöste Stoffe an der osmotischen Leistung des Protoplasmas haben.

Im Anschluss an die Diosmose wurden hier die osmotischen Druckwirkungen behandelt, deren Kenntniss zur Einsichtnahme in den innerhalb der Zelle herrschenden Zustand nothwendig ist. Zudem kommen diese Druckzustände, wie für die verschiedensten Vorgänge, so auch für den Stoffaustausch in Betracht, und u. a. ist die begrenzte Wasseraufnahme in die ganze Zelle, ebenso in das Protoplasma oder den Zellsaft, von dem geschilderten osmotischen Systeme abhängig. Es ergibt sich aus obigem auch, warum eine Vacuolenbildung wohl in dem aus der Zelle in Wasser tretenden Protoplasma stattfindet, indess sowohl innerhalb der Zelle, als auch dann unterbleibt, wenn an Stelle des Wassers eine Salzlösung geeigneter Concentration angewandt wird.

Eine kurze Darstellung der physikalischen Verhältnisse, welche es bedingen, dass innerhalb der Zellen schon verdünnte Lösungen sehr hohe osmotische Druckkräfte erzeugen, dürfte hier geboten sein, da die bedingenden Ursachen erst durch meine Experimente mit Niederschlagsmembranen aufgedeckt wurden, und die Resultate dieser aus jüngerer Zeit stammenden Untersuchungen noch nicht ihren Weg in die gebräuchlichen physikalischen Handbücher finden konnten. Uebrigens kann ich mich hier kurz fassen und bezüglich des Näheren auf meine »Osmotischen Untersuchungen 1877« verweisen.

Der von mir angewandte Apparat ist median halbirt in Fig. 6 dargestellt. Auf die Innenseite der porösen Thonzelle *z* wurde die Niederschlagsmembran — ich benutzte meist solche aus Ferrocyankupfer — aufgelagert. In diese Thonzelle ist mittelst Siegellack der Glascylinder *v* und in diesen wieder das Glasrohr *t* eingekittet, in welches mit Hülfe von

1) Unters. über die mechan. Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 10.

Kautschuckkorken das Luftmanometer *m*, sowie ein capillar ausgezogenes Glasrohr *g* eingesetzt sind. Letzteres wurde an der Spitze zugeschmolzen, nachdem der ganze Apparat mit der auf ihre osmotische Wirkung zu prüfenden Flüssigkeit gefüllt war. Auf die viel Sorgfalt erfordernde Auflagerung der Niederschlagsmembran kann hier nicht weiter eingegangen werden.

In Contact mit der Membranfläche bewirken gelöste Körper, gleichsam wie eine Pumpkraft, wenn sie nicht diosmiren, nur einen Wassereinstrom, während in Folge des so im Inneren der Zelle entstehenden Druckes, und zwar proportional diesem, Wasser nach Aussen filtrirt. Bei Gleichheit von Einstrom und Ausstrom ist die endliche Druckhöhe erreicht, welche für einen Körper am höchsten ausfällt, wenn er durch die angewandte Membran nicht diosmirt. Denn wenn die Lösung in die Membran imbibirt wird, so wird ein Porus, in welchen dieselbe unverändert eindringt, für den osmotischen Wassereintrieb gar keine Bedeutung haben, während der in der Zelle entstehende Druck durch einen solchen Porus Wasser nach aussen treibt. Zudem wird in dem Porus, wenn dieser weit genug ist, eine Wasserströmung wie in einer engen Capillare entstehen, welche natürlich in hohem Grade deprimirend auf die Druckhöhe wirken muss. Aus dem Gesagten ergibt sich auch leicht, warum die Druckhöhe auch dann herabgedrückt werden muss, wenn eine Salzlösung nur in verdünntem Zustand in die Membran imbibirt wird. Diosmirt ein Körper nicht, so hat die Dicke der Membran keinen Einfluss auf die Druckhöhe, da ja die Schnelligkeit der Wasserbewegung in gleichem Maasse bei Einströmung wie bei Ausströmung beeinflusst wird. Der Filtrationswiderstand vergrössert sich aber erheblich mit der Dicke der Membran, und nach jenem kann demgemäss die Bedeutung einer Membran für osmotische Druckhöhe nicht abgeschätzt werden (wie das wiederholt geschehen ist), ja selbst eine Erweiterung oder Verengerung der intermicellaren Räume ändert (cet. paribus) den Turgor nicht, so lange eine Diosmose des wirkenden Körpers durch solche Veränderungen nicht eingeleitet wird. Einfluss auf die Druckhöhe hat aber auch, wenn ein Körper nicht diosmirt, die Qualität der Membran, indem an der Contactfläche, nach Maassgabe der Anziehungskraft zwischen Membrantheilchen und gelöstem Körper, eine in der Concentration veränderliche Uebergangszone, die Diffusionszone, sich bildet, deren Constitution für die Ausgiebigkeit der osmotischen Pumpkraft von Bedeutung ist. Aus diesen und anderen Gründen steht die Zunahme der osmotischen Druckhöhe nicht in einem einfachen Verhältniss zur Concentration der wirkenden Lösung.

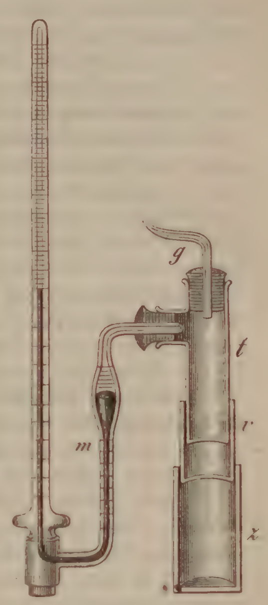


Fig. 6.

Die osmotische Pumpkraft, somit auch die Druckhöhe, fallen für nicht diosmirende Körper, abgesehen von dem durch die Constitution der Diffusionszone geübten Einfluss, im Allgemeinen um so höher aus, je schneller ein Körper in Wasser diffundirt. Deshalb leisten die Krystalloide unverhältnissmässig mehr, als die nur langsam diffundirenden Colloide, welche überhaupt im gelösten Zustand nur geringere Affinität zum Wasser besitzen. Bei Anwendung von Ferrocyankupfermembran fand ich für einprocentige Lösungen folgende, durch die Höhe einer Quecksilbersäule ausgedrückte Druckhöhen: Arabisches Gummi = 6,5 cm, Rohrzucker = 47,1 cm, Kalisalpeter = 175,8 cm, Kalisulfat = 192,3 cm. Für die beiden letzteren Körper ist die maximale Druckhöhe nicht erreicht, weil sie merklich durch die Niederschlagsmembran diosmirten. In Pergamentpapier, Thierblase und sicher auch in vegetabilischer Zellhaut ergeben Krystalloide nur geringe Druckwerthe, weil sie sehr stark diosmiren, während die nicht oder schwach diosmirenden Colloide der maximalen Druckhöhe genäherte Leistungen zu Stande bringen. So fand ich (l. c. p. 73) bei Anwendung von Pergamentpapier für 6procentige Lösung von flüssigem Leim 21,3 cm, von Salpeter 20,4 cm Quecksilberdruck, während dieselben Lösungen in Ferrocyankupfermembran 23,7 cm, resp. mindestens 700 cm Druck ergeben.

Durch die Plasmamembran diosmiren bekanntlich selbst die meisten Krystalloide nicht

und selbst für Salpeter und Kalisulfat, welche immerhin merklich durch Ferrocyankupfermembran wandern, konnte direkt ein Eindringen in das Protoplasma bisher nicht nachgewiesen werden. Unter solchen Umständen müssen nun auch nach Obigem unbedingt Krystalloide in der Plasmamembran höhere osmotische Wirkungen erzielen als Colloide, und dieses wird auch dadurch bestätigt, dass schon verdünnte Lösungen krystalloider Körper eine Contraction eines Protoplasmakörpers erzeugen, welche in gleichem Maasse erst bei Anwendung viel concentrirterer Lösungen colloidaler Körper erreicht wird. Aus der zur Contraction nöthigen Concentration einer Lösung kann natürlich nicht ohne weiteres auf die in Zellen thatsächlich bestehenden Druckkräfte geschlossen werden. Wenn nun nach den Untersuchungen an künstlichen Niederschlagsmembranen (welche ich übrigens anstellte, um das Zustandekommen der aus anderen Verhältnissen erschlossenen hohen osmotischen Druckkräfte in der Zelle zu erklären), mit voller Sicherheit behauptet werden kann, dass innerhalb der Zellen unter Umständen sehr hohe osmotische Druckkräfte bestehen müssen, so lässt sich doch die Grösse dieser Druckkraft nicht genau nach der osmotischen Wirkung abschätzen, welche in einer künstlichen Niederschlagsmembran eine Lösung erzielt, die den Turgor einer Zelle gerade aufzuheben vermochte. Denn die Druckhöhe ist ja auch bis zu einem gewissen Grade von der Qualität der Membran abhängig und würde für denselben Körper nicht in jeder Zelle gleich ausfallen müssen, wenn die Plasmamembranen nicht in jeder Pflanze und zu jeder Zeit identischen Werth haben sollten, was sich bei der derzeitigen Sachlage weder behaupten noch verneinen lässt.

Eine ganz genaue Ermittlung der in gegebenen Zellen bestehenden osmotischen Druckkraft und, was wichtiger, der osmotischen Druckleistung, welche bekannte Lösungen in der Plasmamembran erzielen, fehlt noch. Das Vorhandensein hoher osmotischer Druckkräfte ergibt sich aber aus Bestimmung der Dehnkräfte, welche durch osmotische Leistungen zu Stande kommen. Durch Ermittlung des Gewichtes, welches zur Wiederausdehnung eines gereizten oder seines Turgors beraubten Staubfadens von Cynara Scolymus nöthig war, fand ich, dass in den Zellen ein Druck von mehr als 1 Atmosphäre bestehen muss.[1] In dem Gelenke des Hauptblattstieles einer Mimosa pudica nimmt der Turgor gewisser Zellen mindestens um 5 Atmosphären bei einer Reizbewegung ab, ohne deshalb gänzlich aufgehoben zu werden, und in Bohnengelenken sind Bewegungskräfte thätig, welche ganz oder wenigstens wesentlichst osmotischen Wirkungen entspringen und auf eine Turgorkraft von mindestens 7 Atmosphären schliessen lassen.[2] In Zellen junger Blüthenstiele von Froelichia floridana, Thrincia hispida und Plantago amplexicaulis würde eine Turgorkraft von 3, 4½, resp. 6½ Atmosphären nach Bestimmungen von de Vries[3] bestehen, welche ausgeführt wurden, indem das Gewicht ermittelt wurde, das nöthig war, um die ihres Turgors beraubten Blüthenstiele auf die frühere Länge auszudehnen. Nach einem Experimente von N. J. C. Müller[4] muss die osmotische Druckkraft in Zellen des Markes von Helianthus mindestens 13½ Atmosphären betragen. Denn ein entsprechender Druck musste angewandt werden, um das isolirte und mit Wasser in Berührung gebrachte Mark auf der Länge zu erhalten, welche es im Stengel gehabt hatte. Auch der im Weinstock eine Atmosphäre erreichende oder etwas übersteigende Blutungsdruck zeigt, dass eine jedenfalls höhere Druckkraft in den wirksamen Zellen besteht. Wenn nun aber in dem Gelenke einer Mimosa durchschnittlich schon eine 6—10 procentige Zuckerlösung ausreicht, um den Turgor aufzuheben, so kann man daraus entnehmen, eine wie gewaltige osmotische Druckkraft in zuckerreichen Zellen der rothen Rübe bestehen muss, von denen manche erst bei Anwendung einer 27 proc. Zuckerlösung ihres Turgors beraubt werden. Uebrigens sind sämmtliche obige Bestimmungen nur geeignet, die Existenz eines hohen Turgors darzuthun, geben aber kein so weit sicheres Maass, dass die Feststellung der zur Aufhebung des Turgors nöthigen Concentration einer Salzlösung einen brauchbaren Rückschluss auf deren osmotische Leistung in der Plasmamembran liefern könnte.

Wie die Krystalloide im Allgemeinen eine um so ansehnlichere osmotische Wirkung in Contact mit der Plasmamembran entwickeln, je schneller sie in Wasser diffundiren, ergibt

1) Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 122. Vgl. meine Osmot. Unters. p. 179.
2) Pfeffer, D. period. Beweg. d. Blattorgane 1875, p. 105 u. 141.
3) Unters. ü. d. mech. Ursachen der Zellstreckung 1877, p. 118.
4) Bot. Unters. Bd. I, Heft 2, (1872), p. 53.

sich aus der Concentration der respektiven Lösungen, welche angewandt werden müssen, um eine beginnende Contraction des Protoplasmas an demselben Objekte zu erzielen. Zu solchem gleichen Erfolge waren bei Untersuchungen von de Vries[1]) mit rother Rübe Lösungen von folgendem procentischen Gehalte nöthig: Rohrzucker 27—28%, Magnesiasulfat 26—28%, Natronsulfat 17—18%, Natronsalpeter, sowie Kalisalpeter 6—7%, Chlorkalium 4—5%, Chlornatrium 3—4%. Ebenso fand de Vries[2]) für Parenchymzellen des Markes und der Rinde junger Blüthenstiele von Cephalaria leucantha beginnende Contraction bei Anwendung von 20—30 proc. Rohrzuckerlösung und ungefähr 5 proc. Salpeter und Kochsalzlösung.

In der Pflanzenzelle bringen alle gelösten Stoffe jedenfalls eine gewisse osmotische Leistung zu Wege, welche indess selbst bei Vorhandensein erheblicher Mengen von Eiweissstoffen, Gummi und andern Colloiden relativ gering ist, auch Zucker leistet bei gleicher Menge ungleich weniger als leichter diffundirende Körper, von denen in den Pflanzenzellen Salze anorganischer und organischer Säuren, auch wohl gewisse Mengen freier organischer Säuren vorkommen. Gerade die in der Pflanze allgemeiner verbreiteten Säuren, wie Weinsäure, Aepfelsäure, Citronensäure, Essigsäure und deren Salze mit Alkalien, auch so weit löslich mit alkalischen Erden, sind leicht diffundirende Körper und bringen hohe osmotische Druckwirkungen hervor, wie u. a. von mir[3]) in Ferrocyankupfermembran angestellte Versuche mit weinsaurem Natronkali und Ammoniumacetat zeigen, Versuche, nach denen insbesondere Ammoniumacetat, jedoch auch das weinsaure Natronkali (mit Berücksichtigung des Wassergehaltes) mehr leisten als Kalisalpeter und Kalisulfat. Der Antheil, welchen ein bestimmter Körper an dem faktisch in einer Pflanzenzelle bestehenden Turgor hat, ist spezifisch verschieden und wechselt, wie die löslichen Inhaltsstoffe einer Zelle, mit der Entwicklung und überhaupt der Thätigkeit der Zelle. Ist u. a. viel Zucker vorhanden, so kann natürlich die osmotische Druckwirkung, welche dieser erzeugt, ansehnlicher sein, als die Wirkung aller übrigen Stoffe zusammengenommen. Wo indess, wie in wachsenden Parenchymzellen des Markes und der Rinde oder in parenchymatischen Zellen der Bewegungsgelenke an Bohnenblättern, bei hohem Turgor nur verdünntere Lösungen in dem Zellsaft vorhanden sind, muss der osmotische Druck hauptsächlich durch Stoffe hoher osmotischer Leistungsfähigkeit erzeugt werden. Offenbar sind hier wesentlich wirksam die Salze, welche beim Verdampfen aus einem Tropfen Zellsaft auf einer Glasplatte herauskrystallisiren, und unter diesen fehlen, so weit meine eigenen Untersuchungen ein Urtheil gestatten, nie Salze organischer Säuren (mit Ammoniak, Kali, Magnesia), doch sind zuweilen auch Salze anorganischer Säuren in relativ grosser Menge vorhanden. Insbesondere habe ich auch Salpeter und Kochsalz, deren reichliches Vorkommen in manchen Pflanzensäften bekannt ist, im Zellsaft mancher Pflanzen in ansehnlicher Menge nachweisen können. Es ist eine einseitige Auffassung, wenn de Vries[4]) allgemein den Löwenantheil für Erzeugung des Turgors organischen Säuren und deren Salzen zuweist, und wenn anorganische Salze nur geringe Bedeutung haben sollen, so steht diese Meinung mit den bekannten Thatsachen da im Widerspruch, wo u. a. Salpeter und Kochsalz in Zellen faktisch in erheblicher Menge vorhanden sind. Auch sind die Schwankungen des Turgors nicht von vornherein allein auf Veränderungen der organischen Säuren zu schieben, denn auch andere Stoffe werden in der Pflanzenzelle in Stoffmetamorphosen hineingezogen, und welche besonderen Vorgänge die plötzlichere Senkung des Turgors bei der Reizbarkeit und anderen Vorgängen erzielen, kann in jedem Falle nur durch besondere Experimente entschieden werden, da von den verschiedenen Möglichkeiten nicht bei jeder Reaktion dieselben Faktoren wirken müssen. Sofern es sich um eine plötzliche Veränderung in der osmotisch wirksamen Substanz handelt, liegt es übrigens am nächsten, wie ich das auch in meinen Osmotischen Untersuchungen (p. 83 u. 185) andeutete, an eine Bildung complexer Molekülverbindungen, resp. an eine Zertrümmerung solcher zu denken. Ueber die osmotische

---

1) S. l. perméab. du protopl. d. betteraves rouges. Archiv. Néerland. 1871, Bd. 6, Septzg. p. 7.

2) Untersuch. ü. d. mechan. Ursachen d. Zellstreckung 1877, p. 49.

3) Osmot. Unters. p. 91.

4) Bot. Ztg. 1879, p. 848.

Wirksamkeit solcher Gemische, welche eine Verbindung nicht eingehen, ist das derzeit Bekannte in meiner citirten Arbeit (p. 67) zu finden.

In historischer Beziehung bemerke ich, dass Nägeli, welcher zuerst die diosmotischen Eigenschaften des lebendigen Protoplasmas in ihrer vollen Bedeutung würdigte, auch das Zustandekommen des Zellenturgors durch die osmotische Wirkung der im Zellsaft gelösten Stoffe in bekannter klarer Weise darlegte.[1] Wie schon Nägeli, hat in noch bestimmterer Weise Sachs[2] die Bezeichnung Turgescenz für die Spannung zwischen Zellhaut und Zellinhalt reservirt, während Hofmeister[3], bei übrigens unklaren Vorstellungen über die Bedeutung osmotischer Druckkraft, die Steifheit (Elastizität), welche imbibirte Zellhäute an sich bieten, Turgor nannte. Durch meine eigenen Untersuchungen wurde dann, wie schon früher bemerkt, die Plasmamembran als diosmotisch maassgebende Schicht erkannt, und damit das erweiterte Bild über das osmotische System in der Zelle gewonnen, wie es hier entwickelt wurde. Ebenso gelang es mir, die physikalischen Ursachen zu ermitteln, vermöge welcher schon verdünnte Lösungen der Krystalloide sehr bedeutende osmotische Druckkräfte erzeugen.

Das quantitative Wahlvermögen.

§ 12. In jeder Pflanze und in jeder Zelle ist eine Quantität organischer Stoffe vereinigt, welche theilweise zum Aufbau der Zellhaut und des Protoplasmakörpers dienen, theilweise in flüssiger oder fester Form innerhalb der Zelle oder in anderweitigen Räumen des Pflanzenkörpers vorhanden sind. Dabei führen öfters benachbarte Zellen ganz verschiedene Inhaltsstoffe, mögen wir Stoffe in's Auge fassen, welche als solche zugeführt wurden oder durch Stoffmetamorphosen in der Pflanze ihren Ursprung nehmen. Die ganze Pflanze, wie die einzelne Zelle, treffen somit eine Auswahl unter den ihnen gebotenen Stoffen, und dieses Wahlvermögen ist durch spezifische Eigenschaften und Thätigkeiten der ganzen Pflanze und ihrer einzelnen Theile bestimmt. Am auffallendsten tritt uns das Wahlvermögen entgegen, wenn wir die Aufnahme von Aschenbestandtheilen in Landpflanzen oder in Wasser untergetauchte Pflanzen ins Auge fassen. Aus reinem Wasser, welches ja überhaupt nur eine sehr verdünnte Lösung ist, werden verhältnissmässig grosse Mengen Aschenbestandtheile in der Pflanze aufgespeichert. Dabei werden von einem Körper relativ sehr grosse, von einem andern Körper geringere oder vielleicht kaum nachweisbare Mengen in der Pflanze festgehalten, kurz die umgebende Lösung bestimmt durchaus nicht Quantität und Relation, in welcher Stoffe in die Pflanze eintreten. Die Abhängigkeit dieser Stoffaufnahme von Eigenschaft und Thätigkeit der Pflanzen spricht sich schlagend darin aus, dass die Asche zweier verschiedener, aber in demselben Wasser gewachsener Pflanzen sowohl der Quantität, als der Zusammensetzung nach weitgehende Differenzen zeigen kann.

Fassen wir die Bestandtheile der Luft in's Auge, so tritt auch hier wieder ein Wahlvermögen entgegen, indem der Stickstoff überhaupt nicht nutzbar für die Pflanze ist, die Kohlensäure nur von grünen Pflanzen, sofern diese beleuchtet sind, in grossen Mengen aufgenommen und zu organischer Substanz verarbeitet wird. Der Sauerstoff wird zwar in reichlicher Menge in alle Pflanzen gezogen, jedoch mit der als Produkt der Athmung entstehenden Kohlensäure zumeist wieder ausgeschieden und liefert so ein Beispiel, dass nicht jedes in

---

1) Pflanzenphysiol. Unters. v. Nägeli u. Cramer 1855, Heft I, p. 23 ff.
2) Lehrbuch, 4. Aufl., 1877, p. 757.
3) Pflanzenzelle 1867, p. 267.

der Pflanze funktionirende Stofftheilchen in derselben zurückgehalten wird. Gleiches gilt ja auch für das in reichlicher Menge durch die Pflanze circulirende Wasser, und von andern Fällen nenne ich hier nur noch die Hefezelle, in welche Zucker aufgenommen, als Produkt der Gährung entstehender Alkohol aber ausgeschieden wird. Wie die Hefezelle aus der sie umgebenden Flüssigkeit, so nimmt eine im Gewebe eingeschlossene Zelle aus ihrer Umgebung nach Maassgabe ihrer Eigenschaften und Thätigkeit grössere oder kleinere Mengen der Stoffe auf, welche ihr als Produkte der Nachbarzellen oder durch deren Vermittlung aus der äusseren Umgebung der Pflanze zugeführt werden.

Das Wahlvermögen ist bedingt durch diosmotische Eigenschaften im Verbande mit den Umwandlungen, welche der eingedrungene Körper in einer Zelle oder überhaupt irgendwie in der Pflanze erfährt. Die diosmotische Qualität bestimmt zunächst, ob ein Körper überhaupt in das Innere der Pflanze, sei es nur bis in die Zellwand oder bis in das Innere der Zelle, seinen Weg findet, resp. aus einer Zelle in die Umgebung sich bewegt. Trifft dieses aber zu, dann wird von dem fraglichen Körper so lange aufgenommen, resp. ausgegeben, bis ein diosmotischer Gleichgewichtszustand erreicht ist, ein solches Gleichgewicht tritt aber nie ein, wenn der Körper dauernd hinweggenommen wird, und in diesem Falle können aus einer noch so verdünnten Lösung die letzten Spuren eines Stoffes in die Pflanze eingeführt werden. Die bewegende Kraft ist also in denselben Molekularkräften gegeben, welche Diffusion, Imbibition und Diosmose bedingen, die Hinwegnahme des diosmirenden Körpers, wie immer solche zu Wege kommt, wirkt nur, indem sie den Eintritt eines stabilen Zustandes verhindert und so neue Spannkraft schafft.

In der Pflanze wird die Ursache zur Anhäufung eines Körpers durch irgend eine Stoffumwandlung herbeigeführt, die aus der Pflanze austretenden Stoffe aber werden durch das umgebende Medium entfernt, und der Austritt der in der Pflanze entstandenen Kohlensäure oder des in einer Hefezelle gebildeten Alkohols wird so lange anhalten, als eine Anhäufung dieser Stoffe in der umgebenden Luft oder Flüssigkeit verhindert ist. Wie aus der ganzen Pflanze, bewegen sich auch die in einer Binnenzelle entstehenden diosmirenden Körper wie von einem Abstossungscentrum hinweg, so lange eben unter den obwaltenden Verhältnissen Bewegungsursachen durch Diffusion, Imbibition und Diosmose gegeben sind, und bei der Stoffwanderung der innerhalb der Pflanze producirten Körper sind, ebenso wie hinsichtlich der von Aussen aufgenommenen Körper, Stoffumwandlungen die Ursache, welche in erster Linie die dauernde Fortbewegung eines Körpers nach bestimmten Orten hin veranlassen. Solche Stoffumwandlungen können tiefergreifende Stoffmetamorphosen oder auch die Natur des sich ansammelnden Körpers nur wenig verändernde Vorgänge sein. Denn es genügt, wenn ein Körper sich innerhalb oder ausserhalb einer Zelle unlöslich ausscheidet oder ein aus der Zelle nicht diosmirender löslicher Stoff seinen Ursprung nimmt, und solches wird vielleicht in der Pflanze nicht selten erreicht, indem die diosmirenden Moleküle oder Molekülverbindungen sich zu Systemen höherer Ordnung vereinigen, oder indem eine lockere Verbindung mit einem andern Körper eingegangen wird.[1] Auch dann, wenn eine Anhäufung gar

---

1) Dahin gehört auch ein relativ gesteigertes Lösungsvermögen der Zelle, wodurch wenigstens eine gewisse Anhäufung eines Stoffes erreicht werden könnte.

nicht stattfindet, kann die Pflanze oder eine einzelne Zelle doch ein Anziehungscentrum für einen diosmirenden Körper sein, indem ein solcher sich dauernd in eine Zelle bewegen wird, wenn in dieser ein lösliches Produkt entsteht, welches durch Diosmose aus der Zelle wieder entfernt wird. Solche Entfernung kann bei geeigneter Stoffmetamorphose auch nur einen Theil der eingetretenen Stoffmenge treffen, während ein anderer Theil in der Zelle zurückgehalten wird.

Bildung und Wachsthum von Zellhaut, Särkekörnern, Krystallen von Calciumoxalat und anderen festen Körpern liefern Beispiele, wie die Entstehung unlöslicher Körper die Ursache von Stoffanhäufung wird, aber auch überall, wo lösliche Körper in der Zelle angehäuft werden, müssen diese eine Stoffumwandlung erfahren, mindestens in einem andern Lösungszustand Zellhaut, resp. Plasmamembran passirt haben. Denn ohne eine solche Veränderung wäre eine Ursache der Anhäufung nicht gegeben und mit Herstellung des diosmotischen Gleichgewichtes würde ein ferneres Eindringen aufhören. Zuckerarten, Inulin, Salpeter, Salze organischer Säuren u. a., welche in Zellen gelöst und in relativ grosser Menge gefunden werden, können somit in dieser Form die Plasmamembran nicht passirt haben. Ein schönes Beispiel, dass die Zelle dauernd als Anziehungscentrum wirkt, obgleich das Produkt der Umwandlung nicht festgehalten wird, liefert die Zucker aufnehmende und Alkohol ausscheidende Hefezelle. Den Fall, dass nur ein Theil des in die Zelle bewegten Materiales zurückgehalten, ein anderer Theil wieder ausgeschieden wird, bietet u. a. die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, welche zugleich die Ursache ist, dass frei werdender Sauerstoff aus den Zellen an die Umgebung abgegeben wird.

Sofern unnöthige Stoffe in grösserer Menge angesammelt werden, haben diese auch eine Umwandlung in der Pflanze erfahren. Von der entbehrlichen Kieselsäure ist es ja bekannt, dass sie oft reichlich in unlöslicher Form in die Zellhaut eingelagert oder auch im Zellinhalt hier und da ausgeschieden ist. Wird ein Körper in die Pflanze nur bis zur Herstellung des Gleichgewichtes aufgenommen und beim Einstellen in Wasser wieder ausgewaschen, so geht daraus hervor, dass die Pflanze diesen Stoff nicht irgendwie verarbeitete. Alle Stoffe die am Aufbau der Pflanze und ihrer Theile Antheil haben, müssen natürlich bis zu einem gewissen Grade in der Pflanze angesammelt sein. Das Wahlvermögen ist aber, wie die Bedürfnisse selbst, nicht nur in verschiedenen Pflanzen ungleich, sondern variirt auch mit dem Entwickelungsstadium und durch äussere Einflüsse, durch welche beide ja der innere Zustand uud die Thätigkeit der Pflanze in mehr oder weniger weitgehendem Maasse beeinflusst werden können.

In Imbibition und Diosmose einerseits und der hier im weitesten Sinne genommenen Stoffumwandlung (auch Aenderung des Aggregatzustandes inbegriffen) sind die allgemein für Ansammlung und Ausscheidung von Stoffen thätigen Faktoren gegeben, deren Wirkung aber natürlich in qualitativer, sowie in quantitativer Hinsicht durch mannigfache Eingriffe gehemmt oder gefördert werden kann. Natürlich haben wir zwischen solchen Einwirkungen zu unterscheiden, welche direkt die Aufnahme oder Ausgabe fördern oder hemmen, oder in solchem Sinne indirekt wirken, indem sie Vorgänge in der Pflanze

modificiren, welche auf das Wahlvermögen und den Stoffaustausch Einfluss haben.

Grösseres Imbibitionsvermögen und leichtere Diosmirbarkeit verleihen einem Körper bezüglich des Eintretens oder Austretens einen Vorzug und in solcher quantitativen Hinsicht hat es auch Bedeutung, ob ein Stoff in dem umgebenden Medium reichlich oder spärlich geboten ist. Ferner sind alle Wasserströmungen für die Schnelligkeit des Stoffaustausches von Bedeutung, indem ein Körper sich durch Hydrodiffusion nur langsamer verbreitet und somit auch eine mechanische Mischung an den Eintritts- und Austrittsflächen für Unterhalt höherer Concentrationsdifferenz sorgt, mit welcher wieder die diosmotische Bewegungskraft gesteigert wird. Solche Bewegungen rufen in der Pflanze mechanische Erschütterungen und innere Thätigkeiten in mannigfacher Weise hervor, und in den Landpflanzen ist die erhebliche Wasserbewegung, welche von den im Boden befindlichen Theilen nach den transpirirenden Organen zielt, der Aufnahme von Stoffen aus dem Boden und deren Fortführung in der Pflanze sehr förderlich. Indess ist diese Wasserbewegung nicht im Stande, einen Körper in die Pflanze zu befördern, welcher nicht die Zellhaut imbibirt. Allgemein nöthig ist solch ein Wasserstrom nicht, wie einmal die submersen Pflanzen lehren, und ferner der Umstand zeigt, dass Landpflanzen auch dann noch genügende Mengen von Aschenbestandtheilen aus dem Boden aufnehmen, wenn die Transpiration und damit die Wasserbewegung möglichst herabgedrückt ist.

Die Begünstigung der Fortschaffung durch solche Wasserbewegung lässt sich auch unmittelbar demonstriren, wenn man (vgl. Kap. Wasserbewegung) die Strecken vergleicht, welche ein gelöstes Lithionsalz, oder ein anderer leicht nachweisbarer Körper, in dem Stengel einer transpirirenden Pflanze, im Vergleich zu einer nicht transpirirenden Pflanze, in gleicher Zeit zurücklegt. Indem so ein lösliches Salz fortwährend mit in die Pflanze hineingerissen, durch Transpiration aber die Lösung concentrirter wird, muss sich eine gewisse Menge Salz in der Pflanze ansammeln, welches wieder exosmirt, wenn obige in der Wasserbewegung liegende Ursache aufhört. In der That ist bekannt, dass als Folge solcher Anhäufung lösliche Salze an den auf salzhaltigem Boden wachsenden Pflanzen zuweilen auswittern[1], und Fr. Nobbe und Th. Siegert[2] fanden insbesondere am Buchweizen, weniger an Gerste, Stengel und Blätter stellenweise mit wesentlich aus Chlorkalium bestehender Salzkruste überzogen, als diese Pflanzen in wässriger Lösung cultivirt wurden, welche 10 pr. mille an anorganischen Nährstoffen enthielt.

Es kann aber auch die Transpiration zur Ablagerung unlöslicher Salze Veranlassung werden, wie dieses bei Saxifraga crustata und anderen Arten dieses Genus zutrifft, bei welchen sich über den Wasserspalten an den Blattzähnen Kalkschüppchen absetzen.[3] Ferner ist nicht unwahrscheinlich, dass die Wasserverdampfung auf die Ablagerung der Kieselsäure, welche gerade in Blättern

---

1) Literatur: De Candolle, Physiologie, übers. v. Röper 1833, I, p. 206, und Meyen, Pflanzenphys. 1838, II, p. 530.

2) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1864, Bd. VI, p. 37, auch berichtet Nobbe ibid. 1864, Bd. IX, p. 479 gleiches für Runkelrüben.

3) Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akademie 1861, Bd. 43, p. 519. Andere ähnliche Bildungen vide de Bary, Anatomie p. 113.

und peripherischen Gewebeschichten bei Landpflanzen reichlich gefunden wird, einen Einfluss ausübt. Doch bedarf es erst spezieller Untersuchung, was hier Verdampfung als solche, und was andere mitwirkende Verhältnisse thun, denn die im Wasser lebenden Diatomeen und andere submerse kieselsäurehaltige Pflanzentheile lehren, dass auch andere Ursachen für die Ausscheidung von Kieselsäure bestimmend sein können. Versuche, in denen durch Ueberdeckung mit einer Glocke oder gar durch ungenügende Begiessung die Wasserbewegung in der Pflanze herabgedrückt wurde, können in der Form, in welcher solche bisher ausgeführt wurden, nicht lehren, welchen Einfluss die Transpiration auf die Anhäufung von Aschenbestandtheilen hat, da zugleich ein Eingriff in die ganze Thätigkeit der Pflanze geschah, und eine Modifikation dieser unvermeidlich auch ein anderes Wahlvermögen einführen muss. Ich kann deshalb auch keinen Werth darauf legen, wenn in einem ohnedies nur einzigen Versuche Th. Schlösing[1] fand, dass eine unter einer Glocke gehaltene Tabakpflanze weniger Asche hinterliess, als eine gleichzeitig an freier Luft erwachsene Pflanze. Zunächst könnte man geneigt sein, die relativ ansehnliche Armuth der für die Pflanze entbehrlichen Kieselsäure, welche die unter Glocke erzogene Pflanze ergab, aus naheliegenden Gründen als einen Erfolg gehemmter Transpiration anzusprechen. Experimente, in denen die transpirirende Wassermenge durch mangelhaftes Begiessen herabgedrückt wurde, wie sie u. a. J. Fittbogen[2] anstellte, haben für unsere Frage keine Bedeutung, und auch die Schlüsse, welche bezüglich eines Verhältnisses zwischen transpirirender Wassermenge und producirtem Trockengewicht gezogen wurden, basiren zumeist auf mangelhafter Induktion.

Indirekt wird das quantitative Wahlvermögen in mannigfachster Weise beeinflusst. Denn weil dasselbe von der spezifischen Thätigkeit abhängt, wird an dem Wahlvermögen kaum irgend eine äussere Einwirkung spurlos vorübergehen, welche im Wachsen oder in sonstiger Thätigkeit des Organismus einen Effekt zu Wege bringt. Der geringere oder grössere Erfolg in einem einzelnen Falle muss natürlich nach den gegebenen Verhältnissen beurtheilt werden, und gewöhnlich wird es sehr schwer sein, ein befriedigendes causales Verhältniss zwischen dem äusseren Agens und dem in der Stoffaufnahme zum Ausdruck kommenden indirekten Erfolge festzustellen.

Durch Diosmose können nicht allein aus Gemischen einzelne Körper entfernt, sondern sicher auch Zersetzungen durchgeführt werden. Denn es ist eine in der Chemie bekannte Thatsache, auf deren hohe Bedeutung vor langer Zeit Berthollet aufmerksam machte, dass eine zunächst nur partielle Reaktion mit Entziehung eines der Produkte weiter und eventuell bis zur totalen Zersetzung durchgeführt werden kann. Eine solche Entziehung ist aber natürlich auch mit Hülfe der Diosmose möglich, und wenn zur Zeit nicht zu sagen ist, ob solche Vorgänge ausgedehnt und bedeutungsvoll in der Pflanze eingreifen, so ist doch auch die Möglichkeit nicht zu verkennen, dass ihnen unter Umständen eine hervorragende Rolle zukommt. Es werden hierüber Untersuchungen zu entscheiden haben, welche seit der Zeit, wo ich diese Frage anregte, noch nicht

1) Annal. d. scienc. naturelles 1869, V Sér., Bd. X., p. 366.
2) Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 109.

angestellt sind[1]. Thatsächlich ist ja die diosmotische Entfernung des Alkohols aus einer Hefezelle eine Vorbedingung für fortdauernde Gährthätigkeit, und wo überhaupt durch Anhäufung von Zersetzungsprodukten das Fortschreiten einer Reaktion gehemmt wird, dürfte in analogem Sinne häufiger diosmotische Entfernung bedeutungsvoll in den Stoffwechsel eingreifen. In wie weit sonst die Diosmose bei Durchführung von Reaktionen maassgebend ist, muss dahin gestellt bleiben. Doch würde u. a. bei partieller Dissociation die Entfernung eines Produktes eine weitere Zersetzung nach sich ziehen, und ebenso könnte eine nur partielle Austreibung durch eine Säure[2] oder eine partielle Umsetzung anderer Art durch diosmotische Entfernung eines Produktes zur totalen Umsetzung führen.

Mulder[3] dürfte wohl zuerst das quantitative Wahlvermögen bestimmt aus dem Zusammenwirken der diosmotischen Qualität und der Stoffumwandlung in der Pflanze erklärt haben, während die erste in den Hauptzügen richtige ausführliche Darstellung Schulz-Fleeth[4] gab. Weit länger, insbesondere seit Experimenten Saussure's[5], welche in ähnlicher Weise von Trinchinetti[6], u. A. wiederholt wurden, ist bekannt, dass die Pflanze die in einer Lösung ihr dargebotenen Stoffe in einem andern, als dem gebotenen Verhältnisse aufnimmt. Ehe durch Brücke eine richtigere Anschauung über Osmose gewonnen wurde, konnten nicht wohl korrekte Erklärungen jenes Phänomens, soweit es die diosmotische Qualität der pflanzlichen Häute betrifft, gegeben werden, und auch die Stoffumwandlung als anderer maassgebender Faktor wurde nicht erkannt. Durchgehends treffen wir früher die irrige Annahme, dass es eines Wasserstromes durch die Pflanze bedürfe, um die in der Pflanze angehäuften Stoffe einzuführen[7]. Die weitere Entwicklung der Kenntnisse über unseren Gegenstand ergiebt sich aus der seines Ortes citirten Literatur.

Zur Demonstration, wie durch Stoffumwandlung eine Anhäufung diosmotisch eindringender Stoffe erzielt wird, eignet sich die Fällung von Kupfer aus Kupfersulfatlösung durch metallisches Zink. In ein etwa 7 cm langes weites Glasrohr (Fig. 7), welches beiderseitig mit Pergamentpapier verbunden ist, bringe ich zu dem Ende eine Spirale aus Zinkblech und hänge diesen Apparat, nachdem er mit Wasser gefüllt ist, in eine verdünnte Lösung von Kupfervitriol. Die in die Umgebung als Zinksulfat zurücktretende Schwefelsäure zeigt zugleich, dass nicht die ganze Stoffmenge des dauernd in die Glaszelle diosmotisch eindringenden Körpers zurückgehalten wird. Die Entfärbung einer Jodlösung durch Stärkekörner oder einer Carminlösung durch ein Stück geronnenes Eiweiss kann man benutzen, um darzuthun, dass ein Stoff sich innerhalb eines quellungsfähigen Körpers aufspeichert, wenn er in diesem gebunden wird.

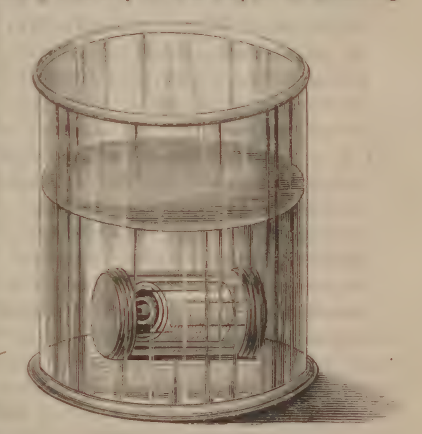


Fig. 7.

Die ungleiche Zusammensetzung der Asche von Pflanzen, welche unter gleichen äusseren Bedingungen und in demselben Boden, resp. Wasser

1) Pfeffer, Landwirthsch. Jahrbücher 1876, Bd. V, p. 128. — Osmot. Unters. 1877, p. 163.

2) Emmerling (Ber. d. chem. Ges. 1872, p. 780) fand, dass Oxalsäure etwas Salpetersäure aus Kalinitrat austreibt.

3) Physiol. Chemie 1844—51, p. 678. Anm.

4) Der rationelle Ackerbau 1856, p. 124. — Auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanzen 1858, p. 137, stellt die Sache richtig dar.

5) Rech. chimiqu. 1804, p. 248. 6) Bot. Zeit. 1845, p. 111.

7) So bei J. Woodward, Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, p. 221. Senebier, Physiol. végét. 1800, Bd. III, p. 28, De Candolle, Pflanzenphysiol., übers. v. Röper 1833, Bd. I, p. 62.

erwuchsen, demonstrirt unmittelbar die spezifische Verschiedenheit des quantitativen Wahlvermögens. Gleiches ergibt sich aus der oft recht verschiedenen Zusammensetzung der Asche in verschiedenen Entwicklungsphasen oder in verschiedenen Organen derselben Pflanze. Insbesondere bei den von Haus aus in Wasser frei schwimmenden oder bei den in einer wässrigen Lösung cultivirten Pflanzen lehrt ein Vergleich der in Lösung gebotenen und der in der Pflanze angehäuften Aschenbestandtheile, in wie ungleicher Menge diese angehäuft werden, und wie keineswegs ein in der Losung reichlicher vorhandener Körper in der Pflanze in relativ grosser Menge vorhanden sein muss. Bei Wasserculturversuchen kann zugleich durch Controle der Lösung constatirt werden, dass von manchen Elementen wenig, von anderen viel in die Pflanze eintritt, und dass manche Körper bis auf die letzte Spur der Lösung entzogen werden können. Aus den Aschenanalysen ergibt sich ferner für dieselbe Pflanze und für gleiche Entwicklungsstadien öfters eine ziemliche Differenz bezüglich der Aschenbestandtheile, indem sowohl die gesammte Menge an Asche, wie auch die gesammte Menge eines Elementes und endlich auch die Relation der einzelnen Stoffe in ziemlich weiten Grenzen schwankt. Durchgehends fällt die Aschenzusammensetzung immer mehr oder weniger verschieden aus, wenn zwei Pflanzen derselben Art verglichen werden, welche auf verschiedenem Boden, in verschiedener Nährlösung oder überhaupt unter verschiedenen Bedingungen erwuchsen. Ausgedehnte Belege für das hier Gesagte liefern die sehr zahlreichen Aschenanalysen im Freien erwachsener oder in Wassercultur erzogener Pflanzen, die in grosser Menge von E. Wolff[1] zusammengestellt sind. Indem ich auf diese Zusammenstellung und ausserdem auf die Wasserculturversuche, deren Literatur in den §§ 50—53 mitgetheilt wird, verweise, beschränke ich mich hier auf die Mittheilung weniger Beispiele.

Die bedeutende Anhäufung von Stoffen lehren alle in dem ja immer nur wenig Aschenbestandtheile führenden Wasser von Flüssen und Seen wachsenden Pflanzen. Während u. a. das Meerwasser weniger als ein Milliontheil seines Gewichtes an Jod enthält, sind in der Asche von Fucus digitatus 3,37 Proc. Jod zu finden, und 100 Theile frischer Pflanzensubstanz hinterlassen 3.57 Proc. Asche[2]. Ebenso konnte Forchhammer[3] in dem aus 20 Pfund Seewasser gewonnenen Eisenoxyd nur eine Spur von Mangan nachweisen, während die Asche der im Meere gewachsenen Padina pavonia 8,19 Proc. Mangan enthält (die trockene Pflanze liefert 34,75 Proc. Asche). Um gleichzeitig zu zeigen, wie eine Pflanze die Aschenbestandtheile in einem ganz anderen Verhältniss aufnimmt, als dieselben im Wasser geboten sind, wie ferner in verschiedenen Entwicklungsstadien und ebenso in verschiedenen Pflanzentheilen sowohl die Gesammtmenge der Asche, als auch deren procentische Zusammensetzung different ist, seien hier nach Analysen von Gorup-Besanez (Wolff l. c. p. 133) für die im Wasser schwimmende Trapa natans mitgetheilt: der procentische Gehalt an Reinasche in der Trockensubstanz, sowie der procentische Gehalt der Reinasche an einigen Aschenbestandtheilen. Zur Analyse genommen wurde die ganze Pflanze, das einemal im Mai und weiterhin im Juni (aus derselben Localität), ausserdem sind Fruchtschalen benutzt, welche leider seit dem Jahre zuvor im Wasser zugebracht hatten. Das Wasser enthielt in 10,000 Theilen 0,8044 feuerfeste Substanz, deren procentische Zusammensetzung in der letzten Horizontalreihe verzeichnet ist.

	Reinasche %	K_2O	Na_2O	CaO	MgO	F_2O_3	SO_3	SiO_2	Cl
Mai	25,55	6.89	1,41	14,91	7.56	29,62	2,73	28,66	0,65
Juni	13,69	6,06	2,71	17,65	5,15	23,40	2,53	27,34	0,46
Fruchtschalen	7,75	1,26	0,63	9,78	0,91	68,60	3.92	4,84	0,41
Wasser		9,08	9,22	42,44	18,09	1,12	17.03	1,90	1,18

Wie auch bei Wassercultur von Landpflanzen die Zusammensetzung der Lösung und der Asche verschieden ausfällt, ist u. a. zu ersehen aus der Zusammenstellung, welche Wolff

1) Aschenanalysen von landwirthschaftl. Producten 1871. — Zahlreiche Aschenanalysen sind auch zusammengestellt in Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur und Physiologie 1876, IX. Aufl. p. 522.

2) Liebig, l. c. p. 73 und 525. 3) Annal. d. Physik u. Chemie 1855, Bd. 95, p. 84.

(l. c. p. 31 u. 38) für Hafer und Mais geliefert hat. Die Zusammensetzung einer solchen wässrigen Lösung ändert sich natürlich sehr erheblich, und wenn ein Körper nicht zu reichlich vorhanden war, kann derselbe auch gänzlich entzogen werden, so gut wie eine Pflanze ein begrenztes Luftvolumen des ganzen Sauerstoffs berauben kann. So hat u. a. Knop[1]) die gänzliche Befreiung einer Culturlösung von Kali, und in späteren Versuchen[2]) auch von Phosphorsäure, Schwefelsäure, Salpetersäure beobachtet, während Nobbe und Siegert[3]) bei Cultur von Gerste, wenigstens aus verdünnten Lösungen, endlich alle Salpetersäure und bis auf ganz geringe Spuren die Phosphorsäure verschwunden fanden. Voraussichtlich ist es bei richtiger Zusammensetzung der Lösung möglich, alle die in der Pflanze reichlicher angehäuften Stoffe gänzlich aus der Lösung durch wachsende Pflanzen zu entfernen, doch sind speziell auf diese Frage gerichtete, kritische Untersuchungen noch nicht ausgeführt worden. Wie in einzelnen Pflanzentheilen, ist auch in der auf Bäumen schmarotzenden Mistel die Asche anders zusammengesetzt, als die der Bäume, welchen dieselbe entzogen werden muss[4]).

Verschiedene Pflanzen nehmen aus demselben Medium natürlich verschiedene Mengen der einzelnen Aschenbestandtheile auf, wie solches unmittelbar die Pflanzen lehren, welche auf demselben Boden oder in demselben Wasser erwachsen sind. Als Beispiel führe ich hier noch Goedechen's[5]) Analysen der Aschenzusammensetzung einiger Algen an, welche sämmtlich im Meerwasser an der Westküste Schottlands gesammelt worden waren. Die Gesammtasche ist in Proc. der Trockensubstanz, die einzelnen Aschenbestandtheile sind in Proc. der Reinasche ausgedrückt.

	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
Reinasche %	13,89	14,51	13,89	18,64
K_2O	15,23	10,07	4,51	22,40
Na_2O	24,54	26,59	31,37	24,09
CaO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe_2O_3	0,33	0,29	0,34	0,62
P_2O_5	1,36	1,52	4,40	2,56
SO_3	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO_2	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

In Pflanzen, welche auf verschiedenem Boden oder in verschiedener Nährlösung normal und üppig gewachsen, kann dennoch die Menge der einzelnen zum Fortkommen nöthigen Aschenbestandtheile in ziemlich weiten Grenzen schwanken, während entbehrliche Aschenbestandtheile natürlich, wenn nicht dargeboten, ganz fehlen, auch wenn sie im andern Falle in grosser Menge aufgenommen werden. So ist Silicium zwar entbehrlich, fehlt aber faktisch in der Natur wohl keiner Pflanze ganz und findet sich in manchen Pflanzen in sehr grosser Menge, ebenso ist da, wo der Boden Zink enthält, dieses Element reichlich in manchen Pflanzen zu finden. Ueberhaupt können die verschiedensten Elemente in Pflanzen

1) Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 93.

2) Berichte d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, I, p. 76.

3) Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 42.

4) Ausser der bei Wolff p. 145 cit. Lit. vgl. H. Grandeau u. A. Bouton, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 129 u. 500.

5) Nach Wolff l. c. p. 130. Die Originalarbeit in Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1854, Bd. 54, p. 351.

aufgenommen werden, doch sind manche Elemente, auch wenn sie genügend geboten sind, doch nur in Spuren in den Pflanzen zu finden.

Die verschiedene Zusammensetzung der auf ungleichem Boden gewachsenen Pflanzen wurde zuerst von Saussure[1] dargethan und seitdem durch zahlreiche Analysen festgestellt[2]. Ebenso ist auch durch viele Versuche nachgewiesen, dass die Zufuhr von Aschenbestandtheilen zum Boden Einfluss auf die Zusammensetzung der Asche hat; in letzterer Hinsicht gewähren die Wasserculturversuche reichliche Belegstücke, welche zum Theil gleichfalls in den Wolff'schen Tabellen verzeichnet sind. Vielfach, jedoch nicht immer, wird ein Element, wenn es reichlicher in dem Boden oder in der Nährlösung vorhanden ist, auch in grösserer Menge in die Pflanze aufgenommen. So zeigt die von Malaguti und Durocher[3] gelieferte Zusammenstellung, dass die Asche derselben Pflanzenart durchgehends wesentlich reicher an Calcium ist, wenn die Pflanze auf einem Kalkboden erwuchs. Beispielsweise enthielt die Asche der auf kalkreichem Boden (resp. kalkarmem) Boden erwachsenen Pflanzen an CaO bei Brassica oleracea 27,98 % (resp. 13,62 %); bei Trifolium pratense 43,32 % (resp. 29,72 %), bei Allium Porrum 22,61 % (resp. 11,41 %). Weiter führe ich noch an, dass E. Wolff[4] bei Wassercultur und bei normalem Gedeihen für Hafer ein Zurückgehen des Kaligehaltes der Asche von 53,22 % auf 24,40 % fand, als er, bei übrigens ausserdem gleichbleibender Zusammensetzung der Nährlösung, einen grössern Theil des Kalis durch Natron ersetzte. Dabei war Natron in der kaliärmeren Pflanze reichlicher zu finden, zugleich aber machten sich auch bezüglich der andern Aschenbestandtheile Unterschiede bemerklich, und an Phosphorsäure waren z. B. bei dem höchsten Kaligehalt 21,67 %, beim geringsten Kaligehalt 17,45 % vorhanden. Ausser diesen Beispielen liegen noch zahlreiche Belege vor, welche zeigen, dass die Zusammensetzung einer Nährlösung oder der Zusatz eines Körpers zu einer Nährlösung[5] oder einem Nährboden die Aufnahme verschiedener Stoffe in mehr oder weniger weitgehender Weise beeinflussen. Bei gleichem Nährboden werden aber die Elemente im allgemeinen in einem anderen Verhältniss und in anderer Menge aufgenommen, wenn durch irgend welche innere oder äussere Ursachen Wachsen und Thätigkeit der Pflanze überhaupt beeinflusst wird. Literatur-Angaben über die Zusammensetzung der Asche kranker und gesunder Pflanzen sind in Wolff's Aschenanalysen gegeben; eine Untersuchung über den Einfluss der Beleuchtung auf die Aschenzusammensetzung hat R. Weber[6] angestellt.

Relation von Wasser und Salz. Wenn gleichzeitig mit den sich aufspeichernden Salzen Wasser in eine Pflanze eintritt, — mag Quellung von Samen, Volumzunahme einer wachsenden Pflanze, Transpiration oder eine andere Ursache solches bewirken — so wird je nach Umständen das Verhältniss zwischen aufgenommenem Salz und Wasser ein gleiches wie in der dargebotenen Lösung oder zumeist ein anderes sein. Einmal wird ein Salz mit einer durch Wahlvermögen und diosmotische Qualität geregelten Anziehungskraft in die Pflanze getrieben, und wenn ausserdem ein gleichzeitiger Wasserstrom beschleunigend wirkt, so muss doch immer eine Constellation herzustellen sein, in welcher die Relation der aufgenommenen Körper zu Gunsten des Salzes oder des Wassers ausfällt. Durch Verminderung resp. Aufhebung der Transpiration kann z. B. immer erzielt werden, dass relativ mehr Salz in die Pflanze gelangt. Indem Saussure[7], und nach ihm Andere[8], nicht sehr verdünnte Lösungen und stets transpirirende Pflanzen wählten, ergab sich, dass eine relativ verdünntere Lösung in die Pflanze eintrat, und nur mangelhafte Einsicht konnte bewirken, dass dieser spezielle Fall als sog. Saussure'sches Gesetz, insbesondere in Schriften über Agrikulturchemie verallgemeinert wurde. Auch haben spätere Versuche von

---

1) Recherches chimiques 1804. Tables des incinerations Nr. 67 ff.

2) Ein Theil der Literatur ist in E. Wolff's Aschenanalysen p. 186 angegeben.

3) Annal. d. scienc. naturelles 1858, IV sér., Bd. IX, p. 230. — Vgl. auch Flèche und Grandeau, Annal d. Chim. et d. Physique 1874, V sér., Bd. 5, p. 354.

4) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 3.

5) Vgl. z. B. W. Wolff, Versuchsstat. 1865, Bd. VII, p. 193 u. Nobbe ebend. 1870, Bd. XIII, p. 383.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 36.

7) Rech. chimiq. 1804, p. 247.

8) A. Trinchinetti, Botan. Ztg. 1845, p. 111. Schlossberger, Annal. d. Chem. u. Pharmacie 1852, Bd. 81, p. 172; Hert, ebendas. 1854, Bd. 89, p. 334.

W. Wolf[1]) mit transpirirenden Pflanzen, sowie von Knop[2]) und Biedermann[3]) mit aufquellenden Samen gezeigt, dass bei genügender Verdünnung gewisse Salze relativ reichlicher als Wasser in den Organismus treten.

Stoffausscheidung. Bei Anwendung concentrirterer Lösungen tritt zur Herstellung des Gleichgewichtes ein Quantum nöthiger oder unnöthiger Stoffe entweder nur in die Zellhaut oder in das Innere der Zelle und wird dann, sofern eine Bindung nicht stattfand, beim Uebertragen in reines Wasser oder auch in die Lösung eines anderen Salzes in die umgebende Flüssigkeit zurücktreten. Unmittelbar zu veranschaulichen ist solches an einer jeden Zelle, deren durch Salzlösung contrahirtes Protoplasma bei Behandlung mit Wasser sich wieder an die Zellwand anlegt. Entsprechend haben Versuche von Knop[4]) und von W. Wolf[5]) ergeben, dass auch von nothwendigen Aschenbestandtheilen etwas aus der Pflanze austritt, wenn diese nach Aufenthalt in nicht zu verdünnter Nährstofflösung mit ihren Wurzeln in reines Wasser gebracht wird. Versuche solcher Art sind übrigens seit M. Macaire[6]) vielfach angestellt, um einmal den Eintritt beliebiger gelöster Stoffe in die Pflanze und ausserdem eine Rückgabe an Wasser zu constatiren. Diese Experimente, welche im allgemeinen positive Resultate lieferten, sind zumeist ausgeführt, indem Pflanzentheile mit einer Schnittfläche in eine Lösung eingestellt wurden, und auch da, wo die Lösung unverletzten Wurzeln geboten war, haben die Versuche doch oft nur sehr untergeordneten Werth, weil durch Concentration der Lösung oder durch giftige Stoffe öfters Tödtung von Zellen erzielt wurde.

Uebrigens ist bekannt, dass aus der Pflanze Wasser und in Folge der Stoffwechselthätigkeit mannigfache andere Stoffe ausgeschieden werden. Ich erinnere hier an die Ausgabe von Sauerstoff bei Produktion organischer Substanz, von Kohlensäure bei der Athmung, von zuckerartigen Körpern in Nektarien, von Alkohol aus der Gährung vermittelnden Hefezelle, von Säuren und Fermenten aus den fleischverdauenden Pflanzen. Eine Secretion von Säuren oder auch von Fermenten aus Wurzeln, aus Pilzen u. s. w. ist im Pflanzenreich so selten nicht und hat häufig den Zweck, ausserhalb der Pflanze befindliche Körper in gelöste, resp. in zur Aufnahme geeignete Form umzuwandeln. Auch ist ja im Inneren der Pflanze eine Ausscheidung aus Zellen überall da vorhanden, wo bei der Stoffwanderung Körper von einer Zelle in eine andere translocirt werden.

Natürlich kann durch entsprechenden Stoffaustausch das die Pflanze umgebende Medium eine veränderte Reaktion annehmen. So trat in Versuchen Boussingault's[7]), in welchen Sonnenrosen in einem mit Calciumphosphat und Kalinitrat versetzten Quarzsand cultivirt wurden, alkalische Reaktion auf und dasselbe wurde öfters in Wasserculturen namentlich dann beobachtet, wenn Chlormetalle fehlten. Alkalische Reaktion fand u. a. Stohmann[8]) bei Wassercultur von Phanerogamen und Zöller[9]) beobachtete dieselbe, als er Schimmelpilze in einer Nährlösung erzog, welche essigsaure Salze enthielt und anfänglich durch Essigsäure schwach sauer war. Anderseits fanden F. Rautenberg und G. Kühn[10]) eine Nährlösung, welcher Chlorammonium zugesetzt war, so sauer werden, dass bei grös-

---

1) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 203 u. 1865, Bd. VII. p. 193. Vgl. auch Knop ebendas. 1859, Bd. I, p. 194.

2) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 81. 3) Ebendas. 1867, Bd. IX, p. 312.

4) Versuchsstat. 1860, Bd. II, p. 86. 5) Ebendas. 1864, Bd. VI, p. 230.

6) Annal. d. Chem. u. Pharmacie 1833, Bd. 8, p. 789. — Von anderer Lit. sei genannt Unger, Ueber den Einfluss des Bodens u. s. w. 1836, p. 147. E. Walser, Ann. d. scienc. naturell. 1840, II sér., Bd. 14, p. 106. Wiegmann und Polstorff, über die anorganischen Bestandtheile der Pflanzen 1842, p. 49. Cauvet, Ann. d. scienc. naturell. 1861, IV sér., Bd. 15, p. 320.

7) Boussingault, Agronom., Chemie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 273 u. 279. Aehnliches beobachtete Stutzer (Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 111), welcher freilich ungerechtfertigte Schlüsse darauf baute.

8) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 313.

9) Referat im Bot. Jahresb. 1874, p. 213. Gleiches beobachtete Stutzer l. c. p. 117, ferner Nägeli, Ueber Fettbildung bei Pilzen im Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 3. Mai 1879, p. 308.

10) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 358. Vgl. auch H. Dworzak u. W. Knop. Bericht. d. Sächsischen Ges. d. Wissenschaften zu Leipzig 1875, I, p. 74. Auch Wagner, Versuchsstat. 1871, Bd. 13, p. 221.

serem Zusatz dieses Salzes die cultivirten Mais- und Bohnenpflanzen zu Grunde gingen. Ebenso wird nach Biedermann[1] eine Lösung der Chloride von Alkalien und alkalischen Erden sauer, wenn in derselben Samen eingequellt werden, indem, wie auch eine analytische Controle der Lösung ergab, etwas mehr Basis als Säure in die Samen aufgenommen wird. Auch fand Knop[2] beim Einquellen von Samen in Gypslösung, dass Calcium und Schwefelsäure nicht in äquivalenten Mengen, sondern ersteres etwas reichlicher in die Samen aufgenommen worden war.

Vermuthlich werden in solchen Fällen die Salze im Innern der Pflanze zersetzt und dann Säure, resp. Alkali (oder alkalische Erden) nach Aussen ausgeschieden. Immerhin könnte eine Zersetzung sich auch ausserhalb der Pflanze vollziehen, indem etwa von einem dissociirenden Körper (Ammoniaksalze sind in Lösung etwas dissociirt) allein das Alkali in der Pflanze verarbeitet, und so eine Anhäufung der Säure in der Lösung verursacht würde. Was speziell in den angeführten Fällen vorging, ist nicht zu sagen, da nur Anfangs- und Endzustand der Lösung controlirt wurde, und so nicht einmal zu ersehen ist, was innerhalb oder ausserhalb der Pflanze sich vollzog[3]).

Die Entstehung von kohlensaurem Calcium durch die Thätigkeit der Pflanze nimmt einiges Interesse in Anspruch, weil jener Körper Incrustationen bei Chara, manchen Algen, gelegentlich auch an Stengeln und Blättern von Potamogeton-Arten und vereinzelt an Wurzeln von Landpflanzen bildet. Wie solche Incrustationen zu Stande kommen, bedarf noch kritischer Untersuchungen, da die Ansicht von Bischoff[4], die Kalkhülle von Chara komme durch Secretion zu Stande, ebenso nur eine Vermuthung ist, wie die von Raspail[5] und Hanstein[6] vertretene Ansicht, das Calciumcarbonat setze sich ab, indem Chara die lösende Kohlensäure an sich reisse. Ferner wäre denkbar, dass Ausscheidung von löslichem Alkalicarbonat den bezüglichen Niederschlag von kohlensaurem Calcium erzeugte. Letzteres entsteht aber bei Chara gewiss nicht wie in Cystolithen von Ficus[7], in welchen das Calciumcarbonat aus einer in die Zellhaut eingelagerten Calciumverbindung hervorgeht. Wie letzteres aber in diesem Falle Thatsache ist, kommt auch durch Ausscheidung die schon erwähnte Kalkablagerung an Saxifraga-Arten zu Stande, (und manche Laubmoose (Eucladium verticillatum, Trichostomum tophaceum u. a.) werden, wohl ohne wesentlich aktive Mitwirkung der Pflanze, durch den aus Rieselwässern sich absetzenden Kalk incrustirt. Wenn übrigens die Incrustation durch Calciumcarbonat bei Chara oder einer anderen Pflanze durch eine von der Pflanze ausgehende Entziehung der Kohlensäure veranlasst wird, bedarf es jedenfalls besonderer Ermittlung, warum andere in demselben Wasser wachsende grüne Pflanzen von solcher Incrustation verschont bleiben. Die gleichen Fragen wie für Calciumcarbonat sind für die Incrustationen mit Eisenoxydhydrat noch offen, welche Hanstein[8] an einer Conferva beobachtete.

Specifische diosmotische Befähigung einzelner Organe.

§ 13. Bei allen Pflanzen, in welchen eine funktionelle Arbeitstheilung besteht, sind im Allgemeinen die einzelnen Organe auch in ungleichem Maasse für Aufnahme und Ausgabe von Stoffen thätig. Diese Thätigkeit wird in jedem

---

1) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 312. 2) Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 81.

3) Saure Reaktion entsteht u. a. auch bei Einwirkung von Chloriden auf Alkaliphosphate, vgl. Maly, Chem. Ctrbl. 1878, p. 56.

4) Die kryptogam. Gewächse Deutschlands u. d. Schweiz, I. Liefg. 1828, p. 21, vgl. auch Payen, Mém. prés. p. div. Savants 1846, Bd. IX, p. 78.

5) Nouveau système de chimie organique 1833, p. 321, auch Meyen, Physiologie 1837, Bd. I, p. 246.

6) Bot. Ztg. 1873, p. 694.

7) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes in Pflanzen. Bonner Dissert. 1877, p. 17 ff. — In dieser Schrift ist auch die anderweitige Lit. angegeben.

8) Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellschaft in Bonn, 6. Mai 1878.

Pflanzengliede geregelt durch die Fähigkeit, Gasen, sowie flüssigen oder gelösten Stoffen den Durchtritt zu gestatten, ferner durch die Qualität des umgebenden Mediums. Was letzteres anbelangt, so ergibt sich ja von selbst, dass in Luft ragende Theile wesentlich nur dem Austausch gas- und dampfförmiger Körper dienen, während in Boden oder in Wasser ragende Theile der Pflanze Wasser und gelöste Körper zuzuführen haben. Doch nehmen die in Wasser befindlichen Glieder — und gleiches gilt für die in Luft ragenden — faktisch nicht in gleichem Maasse Stofftheile auf, weil ja auch Stoffumsetzung und diosmotische Qualität mitbestimmend eingreifen. Dieserhalb wird sich schon in dem Faden einer Conferva, dessen Zellen ungleich funktioniren, mindestens in quantitativer Hinsicht ein Unterschied in der aufnehmenden und ausgebenden Thätigkeit geltend machen, wie auch sicherlich wohl eine solche Differenz in einer einzelligen Caulerpa besteht, deren Thallom in einen stammähnlichen und einen wurzelähnlichen Theil gegliedert ist.

Die Austauschthätigkeit unter den normalen Verhältnissen kennzeichnet indess nicht die Austauschfähigkeit, welche durchgehends einen grösseren Spielraum zulässt und selbst den normal in Luft lebenden Gliedern gestattet, in Wasser untergetaucht, bis zu einem gewissen Grade Wasser und gelöste Stoffe aufzunehmen. Ganz unfähig hierzu ist wohl kein Blatt und kein Stengeltheil, sobald nur eine Benetzung durch Entfernung der eventuell vorhandenen Wachsschicht erzielt ist. Allerdings wird durch Cuticula und Kork die Aufnahme von Wasser verlangsamt und kann unzureichend sein, das Bedürfniss einer transspirirenden Pflanze zu decken.

Die Aufnahmethätigkeit wird aber auch indirekt durch alle die Eingriffe beeinflusst, welche Aktionen im Organismus erwecken oder vorhandene in andere Bahnen lenken. So bringt die fortschreitende Entwicklung Modifikationen des Stoffaustausches mit sich, indem die Qualität der aufnehmenden Häute, die Thätigkeit in der Pflanze und ihren Gliedern, oder auch die äusseren Verhältnisse verändert werden. In letzterer Hinsicht erinnere ich daran, dass die Samenlappen von Ricinus, von Pinus u. a. zunächst Nährstoffe aus dem Endosperm aufsaugen, um später als grüne Laubblätter zu funktioniren, dass die jungen Blätter von Nymphaea, von Butomus zunächst unter Wasser, später theilweise oder ganz über Wasser befindlich sind, ohne noch weitere durch Entwicklung herbeigeführte äussere Veränderungen auszumalen und Pflanzen aufzuzählen, welche sowohl im Wasser als auf dem Lande zu leben vermögen, oder die in gewissen Zeiten auf dem Boden des Wassers angewurzelt sind, später aber frei herumschwimmen.

Da Organe durchgehends den Verhältnissen zweckentsprechend angepasst sind, unter welchen sie normalerweise funktioniren, so erhält man zumeist eine allgemeine Orientirung über die Austauschthätigkeit eines Pflanzengliedes, wenn man unter richtiger Erwägung der Verhältnisse das umgebende Medium, die Funktion der Pflanzenglieder und die Quelle der Nährstoffe ins Auge fasst. Eine spezielle Schilderung, in welcher Weise die Glieder einer gegebenen Pflanze bei dem Stoffaustausch betheiligt sind, kann nicht dem Zwecke dieses Buches entsprechen, und an dieser Stelle beschränke ich mich auf den Hinweis, dass, wie auch bei anderweitigen Funktionen, Glieder von morphologisch gleichartiger Dignität als Organe von physiologisch ungleichem Werthe funktioniren

und umgekehrt. So dienen in gleichsinniger Weise Wurzeln und Rhizome der Stoffaufnahme aus dem Boden oder aus dem Wasser, und in analogem Sinne funktioniren bei Moosen die Rhizoiden, bei Flechten die Haftfasern, bei Salvinia das Wasserblatt, bei Mucor der sich wurzelähnlich in dem Substrate ausbreitende Theil dieses einzelligen Pilzes.

An einem Organe funktioniren aber wieder nicht alle Theilstücke gleichwerthig und mit Rücksicht auf die Fähigkeit zur Stoffaufnahme treffen wir im Allgemeinen insbesondere diejenigen Theile am wenigsten durchlässig für Wasser und gelöste Stoffe, aber auch für Gase und Wasserdampf, an denen Cuticula und Korkschichten am mächtigsten ausgebildet sind. Dieserhalb sind denn auch die fast immer von einer Korkschicht umhüllten älteren Wurzeltheile in geringerem Grade für Einführung von Stoffen in die Pflanze thätig und an jüngern Wurzeltheilen unterstützen die den meisten Wurzeln zukommenden, an älteren Partien aber abgestorbenen Wurzelhaare in sehr erheblichem Grade die Austauschfähigkeit. Dazu pflegt, wie schon mitgetheilt ist, die Cuticula im Boden befindlicher und submerser Pflanzentheile nicht mit wachsartigen und fettartigen Stoffen imprägnirt zu sein, während solches an oberirdischen Pflanzentheilen zutrifft, die deshalb auch insbesondere für Wasser weniger durchlässig sind, durch stärkere Cuticularisirung und Verkorkung aber auch für Durchgang von Gasen und Wasserdampf weniger geeignet werden. Analoges gilt, soweit die bisherigen Erfahrungen ein Urtheil gestatten, auch für niedere Pflanzen, bei denen offene Ausführungsgänge seltner als bei höheren Pflanzen sind. Spaltöffnungen und Lenticellen, welche ohne Durchwanderung cuticularisirter oder verkorkter Häute einen Eintritt in das Innere der Pflanze und weiter in die Zellen gestatten, dienen übrigens bekanntlich wesentlich dem Gasaustausch, seltner, wie die Wasserspalten, der Ausgabe und eventuell der Aufnahme flüssiger und gelöster Körper. Abgesehen von solchen Spalten führt der Weg ins Innere der Pflanzen durch cuticularisirte oder verkorkte Häute, welche allseitig den Pflanzenkörper zu umkleiden pflegen. — Eine Flächenvergrösserung begünstigt natürlich in allen Fällen die Ausgabe- und Aufnahmefähigkeit von Pflanzentheilen.

Aeltere Wurzeltheile sind vielleicht ausnahmslos mit einer Korkschicht umkleidet[1]) und deshalb zur Aufnahme weniger geeignet wie jüngere Wurzeltheile, an denen noch dazu zumeist Wurzelhaare vorhanden sind, deren Zellwand nachweislich Wasser und gelöste Salze leicht imbibirt. Dem entsprechend sah auch schon de la Baisse[2]) Pflanzen langsamer welken, wenn nur jüngere Wurzeltheile in Wasser tauchten, als wenn allein ältere Wurzeltheile in Contact mit Wasser kamen. De la Baisse führte seine Versuche aus, indem er die jüngeren Wurzeltheile durch das Ausflussrohr eines Trichters steckte, einen Abschluss mit Wachs erreichte und nun durch Füllen des Trichters mit Wasser allein die älteren Wurzeltheile mit Wasser in Contact brachte. Auch aus Experimenten Senebier's[3]) und Meyen's[4]) mit Rettigpflanzen ergibt sich gleiches, und im Allgemeinen darf man diese Erfahrungen auch als einen Maassstab für die Aufnahmefähigkeit von Salzen nehmen. Die Annahme De Candolle's[5]) (welche übrigens schon bei Grew auftauchte), nach welcher

---

1) v. Höhnel, Bot. Ztg. 1877, p. 785.

2) Nach Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 148.

3) Physiol. végét. 1800, Bd. I, p. 311.

4) Physiologie 1838, Bd. 2, p. 18.

5) Organographie végét. 1827, Bd. I, p. 260; Physiologie, übers. von Röper 1833, Bd. I, p. 50.

die Aufnahme von Wasser und gelösten Stoffen wesentlich durch die wie ein Schwamm wirkende Wurzelhaube vermittelt werden sollte, ist unklaren Vorstellungen über die Stoffaufnahme entsprungen. Auch hat E. Ohlert[1]) gezeigt, dass die Wurzelspitze nicht in besonderer Weise hinsichtlich der Aufnahmefähigkeit bevorzugt ist.

Wasseraufnahme in Blätter. Das allmähliche Straffwerden gewelkter Blätter, nachdem dieselben bis an den Stiel in Wasser getaucht sind, zeigt direkt eine Wasseraufnahme an. Dem entsprechend fanden schon Mariotte[2]) und Hales, dass abgetrennte beblätterte Zweige holziger Pflanzen an der Luft nicht welkten, wenn ein in Verbindung gebliebener beblätterter Zweig in Wasser tauchte. Wird dabei, wie in Fig. 8, der Ast mit Hülfe eines halbirten Korkes in Wasser geführt, so können gleichzeitig die transspirirenden Mengen durch Wägung bestimmt werden. Dass diese nicht unerheblich sind, hat J. Boussingault[4]) gezeigt, aus dessen Experimenten auch hervorgeht, dass durch die Zweigoberfläche nur wenig Wasser eintritt, und dass auch bei Mangel von Spaltöffnungen Wasser in Blätter absorbirt wird. Die Experimente Garreau's[5]) würden erheblichere Wasseraufnahme in Blätter gegeben haben, wenn diese in weniger turgescentem Zustand benutzt worden wären; negative Resultate wurden übrigens von diesem Forscher nur bei unterbliebener Benetzung der Cuticula gewonnen. Gewisse oberirdische Pflanzentheile nehmen übrigens leicht Wasser auf, wie namentlich die an ihren natürlichen Standorten häufig austrocknenden Moose und Flechten zeigen, welche demgemäss beim Eintauchen in Wasser zum Theil (Orthotrichum, Barbula ruralis u. a.) fast augenblicklich in den turgescenten Zustand zurückkehren.


Fig. 8.

Moose und Flechten müssen auch in der Natur zum Theil ihren Wasservorrath direkt aus Regen und Thau entnehmen, und wenn aus den Niederschlägen die Phanerogamen wesentlich durch Vermittlung des Bodens Nutzen ziehen, so dürfte doch ein gewisses Wasserquantum auch durch die benetzten oberirdischen Theile aufgenommen werden. Bei fehlender Benetzung unterbleibt freilich solche Aufnahme, und es ist leicht zu sehen, wie auf den Blättern von Nelumbium oder Nymphaea Regentropfen wie Quecksilber auf einer Glasplatte herumspringen. Vielleicht erlangt auch für manche Phanerogamen die Aufnahme von Wasser durch oberirdische Theile eine höhere Bedeutung. Denn kommt auf Martinique Tillandsia an freischwebenden eisernen Ketten angeheftet fort[6]), so müssen Regen und Thau das nöthige Wasser zuführen. Auf diese Weise tritt gewiss häufiger Wasser in Blätter unvollkommen turgescenter Phanerogamen, und nach J. Boussingault würde auf diesem Wege Vinca und Asclepias merkliche Wassermengen in der Natur aufnehmen. Mit Rücksicht auf die spezifischen Differenzen können natürlich andere Pflanzen negative Resultate ergeben, wie sie Duchartre[7]) in wenig kritisch geführten Experimenten erhielt. Ob die Ansammlung von Regenwasser in den Blattscheiden von Dipsacus sylvestris, Umbelliferen, Bromeliaceen

1) Linnaea 1837, Bd. 11, p. 624. 2) Oeuvres de Mariotte 1717, p. 133.

3) Statik der Gewächse 1748, p. 78.

4) Agronom., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 364.

5) Annal. d. scienc. natur. 1849, III sér., Bd. 13, p. 329. Aehnliche Versuche bei Cailletet; ebendas. 1872, V sér., Bd. 14, p. 242; Detmer, Beitr. z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 11.

6) Lit. bei Duchartre, Compt. rend. 1869, Bd. 67, p. 773.

7) L. c. Eine Zusammenstellung in Bot. Ztg. 1863, p. 220, wo verschiedene bezügliche Arbeiten citirt sind.

u. a. einige Bedeutung für die Wasserversorgung dieser Pflanzen hat, ist noch nicht näher untersucht.

Dagegen vermag keine Pflanze Wasserdampf derart zu condensiren, dass Herstellung eines turgescenten Zustandes erreicht wird. Dem entsprechend nahmen epiphytische Orchideen an Gewicht ab, als sie Duchartre (l. c.) frei hängend in feuchter Gewächshausluft hielt. Gleiches fand Unger[1] für Spironema fragrans und Epidendron elongatum. Eine geringe Gewichtszunahme an Spironema fragrans, die Unger beobachtete, dürfte wohl durch Thautropfen vermittelt worden sein, welche sich an dieser Pflanze absetzten[2]. Vollkommen ausgetrocknet condensiren aber Pflanzentheile Wasserdampf, da sie ja etwas Wasser im lufttrocknen Zustand enthalten. In dampfgesättigten Raum gebracht, schreitet die Wasseraufnahme noch weiter, wie das unmittelbar an der Drehung der Grannen von Stipa pennata und Erodium gruinum zu ersehen ist, wie ferner die zunehmende Geschmeidigkeit des Laubes von Laminaria oder von Flechten[3] (Hagenia u. s. w.) lehrt. Nach Sachs[4] erreichen sogar Holzzellwände im dampfgesättigten Raum ihr Quellungsmaximum. Jedenfalls geht aber die Wasseraufnahme in Zellwände nicht weit genug, um Herstellung eines vollkommen turgescenten Zustandes zu gestatten, den auch Flechten und Moose in dampfgesättigter Luft nicht erreichen, selbst wenn sie beim Trocknen lebendig bleiben.

Die Fähigkeit der spaltöffnungsfreien Cuticula, Salze aufzunehmen, demonstrirte J. Boussingault (l. c.) durch ein einfaches Experiment. Wird ein Tropfen verdünnter Lösung von Calciumsulfat, Kalisulfat, Kalinitrat u. s. w. auf das Blatt gesetzt, so schiessen bei rascherer Verdampfung auf der bezüglichen Stelle Krystallchen an, nicht aber, wenn durch Ueberdeckung mit einem Uhrschälchen langsame Verdampfung herbeigeführt wurde. Der genannte Forscher fand durch solche Versuche ferner, dass die Cuticula der Blattunterseite etwas leichter Salze aufnimmt, als die der Blattoberseite. So dürften denn auch wohl in der Natur mit Regen- und Thautropfen in die Blätter lösliche Stoffe aus zuvor angeflogenen Staubtheilen gelangen. Da solche zwischen Moospolstern sich zuweilen in erheblicher Menge einfinden, so mag den auf Felsen u. s. w. wohnenden Moosen wohl eine gewisse Menge von Aschenbestandtheilen auf diesem Wege zugeführt werden. Für die meisten Pflanzen hat eine derartige Quelle wohl kaum Bedeutung, und die von Reinsch[5] aufgestellte Behauptung, der grössere Theil des Kalis und der Phosphorsäure in Pflanzen entstamme der Luft, basirt auf so mangelhaften Versuchen, dass eine Berücksichtigung nicht nöthig ist. Eine bemerkenswerthe Stoffaufnahme durch Luftblätter kommt in den fleischverdauenden Pflanzen zu Stande (§ 47).

Feste Stoffe werden, wie früher erwähnt, in das Innere der Plasmodien von Myxomyceten aufgenommen. Ein hervorragender Gewinn an Nährstoffen scheint auf diesem Wege aber nicht erzielt zu werden, da Sporen, Stärkekörner, Gesteinsfragmente wieder ausgestossen werden, ohne dass merkliche Spuren der Verarbeitung daran zu bemerken wären[6]. Dagegen verarbeiten Monaden in ähnlicher Weise aufgenommene Stoffe. So verdaut Monas amyli Stärkekörner, und Vampyrella vorax zieht offenbar aus verschlungenen Diatomeen und Desmidiaceen Nutzen[7].

Eigenschaften und Bedeutung des Bodens.

§ 14. Die Einführung von Stoffen in die Pflanze geschieht prinzipiell in derselben Weise, gleichviel ob die aufnehmenden Organe in Wasser oder in einem von

---

1) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1864, Bd. 25, p. 179.

2) Bei Aufsaugen von Thautropfen mag die Wurzelhülle der Orchideen Bedeutung haben. Ueber deren Bau vgl. Leitgeb, Denkschrift d. Wien. Akad. 1864, Bd. 25, p. 179.

3) Einige Bestimmungen über das in Flechten hygroskopisch aufgenommene Wasser theilt Detmer mit, Beiträge z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 18.

4) Arbeit des Würzburger Instituts 1879, Bd. 2, p. 309.

5) Chem. Centralbl. 1871, p. 520.

6) de Bary, Die Mycetozoen 1864, II. Aufl., p. 92; Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, III, p. 335 u. 414.

7) Vgl. Cienkowski, l. c. p. 427 u. Archiv f. mikroskop. Anat. 1865, I, p. 203.

Wasser durchzogenen Boden sich befinden, denn immer können nur Wasser und gelöste Stoffe in die Pflanze gelangen, und stets wird das quantitative Wahlvermögen durch diosmotische Eigenschaften und Stoffumwandlungen regulirt. Immerhin bietet der Ackerboden, Waldboden u. s. w. einige Besonderheiten, welche hier in Kürze dargestellt werden sollen, doch wird nur das Wesen der Stoffaufnahme an dieser Stelle berücksichtigt und erst in dem über Ernährung handelnden Kapitel erörtert werden, in wie weit der Ackerboden gewissen Pflanzen nur anorganische, anderen Pflanzen auch organische Nährstoffe zu liefern hat. Die Eigenschaften des Bodens, welche den Pflanzen nützlich und vortheilhaft sind, bestehen, ausser der Gewährung nöthiger Nährstoffe, wesentlich in Folgendem: 1) gewinnen die Pflanzen durch die in die feste Unterlage eingedrungenen Organe den genügenden Halt, dessen die oberirdischen Theile bedürfen, um frei in die Luft sich erheben zu können, 2) kommen Wurzeln und andere in dem Boden befindliche Theile in diesem von Wasser durchzogenen Substrate sowohl mit Luft, als auch mit Wasser und darin gelösten Stoffen in Contact, 3) werden nutzbare Nährstoffe, mögen sie im Boden durch Verwitterung und Verwesung disponibel oder durch Wasser zugeführt sein, durch absorbirende Eigenschaften der Ackererde zurückgehalten, während doch zugleich diese Nährstoffe in vortheilhafter Weise, nämlich in verdünnter Lösung, der Pflanze zu Gebote stehen. Auch auf die Form, unter welcher die Nährstoffe geboten werden, hat die Absorptionsfähigkeit des Bodens einen erheblichen Einfluss, indem durch dieselbe Salze zersetzt, und so manche nachtheilige Einflüsse verhindert werden, welche u. a. bei Wassercultur durch Auftreten alkalischer Reaction entstehen.

Der fruchtbare Boden ist ein Gemenge von Gesteinsfragmenten und organischen Massen. Je nach der Feinkörnigkeit, der relativen Menge gröberer oder feinerer Partikel, dem Verhältniss zwischen anorganischen und organischen Massen unterscheidet die Landwirthschaft eine Reihe von Bodenarten, auf deren Charakterisirung, sowie auf die Operationen, durch welche der Werth eines Bodens bestimmt zu werden pflegt, wir hier nicht einzugehen haben[1]. Wir halten uns an einen mit einer gewissen Menge organischer Masse versehenen, sogenannten humösen Boden. Ein solcher Boden hält bekanntlich viel Wasser zurück, und wenn er auch eine grössere Menge des aufgesogenen Wassers beim Austrocknen an der Luft allmählich verliert, so ist ein Humusboden doch genügend hygroskopisch, um selbst nach heissen Tagen noch eine gewisse und oft nicht unerhebliche Menge von Wasser zu enthalten, welches freilich zu fest gebunden ist, um Pflanzen nutzbar sein zu können. In einem allzu wasserreichen Boden sind die Räume zwischen den Bodentheilchen mit Wasser erfüllt, doch findet sich normalerweise auch Luft, insbesondere in den grösseren Zwischenräumen (Fig. 9). Die landwirthschaftliche Erfahrung, dass manche unserer Culturpflanzen auf einem zu reichlich von Wasser durchzogenen Boden nur schlecht gedeihen, lehrt, dass das Vorhandensein von Luft im Boden von Bedeutung ist, offenbar weil auf solche Weise Sauerstoff in genügendem Maasse den im Boden befindlichen Pflanzentheilen zugeführt wird. Wie in einem System von Capil-

---

1) Vgl. z. B. A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchem. II. Aufl. 1876, Bd. 2, p. 47. E. Wolff, Anleit. z. Unters. landwirthsch. Stoffe 1875, III. Aufl., p. 1.

laren, in welchem Wasser- und Luftsäulchen miteinander abwechseln, wird auch im Boden Wasser durch Capillarität festgehalten, doch ist fester als dieses Wasser dasjenige gebunden, welches an der Oberfläche benetzter Bodentheilchen durch Molekularkräfte als eine freilich sehr dünne Schicht fixirt ist, oder in feine Poren unorganisirter Körper oder in quellungsfähige organisirte Körper eindrang.



Fig. 9. Aus der Wurzelepidermis *e* entspringen die Wurzelhaare *h* u. *h'*. Die festen Bodentheile sind dunkel schraffirt (*T*), die Lufträume (*δ*, *γ* u. s. w.) weiss gelassen, die Wassersphären durch geschwungene concentrische Linien bezeichnet. (Nach Sachs.)

Zwischen die Bodentheilchen schieben sich die fortwachsenden Wurzeln und Wurzelhaare, Rhizoiden und Haftfasern cryptogamischer Gewächse, überhaupt die im Boden befindlichen Organe ein, und öfters sind dieselben genöthigt, sich hin und her zu biegen, um weiter in den Boden einzudringen, dessen Fragmente aber auch durch wachsende, insbesondere durch in die Dicke wachsende Organe auseinander getrieben werden. Wie aus der Fig. 9 zu ersehen, welche den Verlauf eines Wurzelhaares im Boden versinnlichen soll, stösst dieses bald an Luft (bei *α*), bald befindet es sich in Contact mit Wasser, aber auch in ersterem Falle bleibt in dem im allgemeinen dampfgesättigten Raume die Zellhaut mit Wasser imbibirt, und wie auf einer mit Wasser erfüllten Blase wird auf der Zellhaut sich gewöhnlich eine dünne Wasserschicht als Ueberzug finden. Eine solche Schicht wird auch da noch vorhanden sein, wo das Wurzelhaar an Bodentheilchen direkt anstösst (bei z, s, s'), und deshalb ist auch an diesen Stellen Aufnahme von Wasser oder gelösten Stoffen in das Innere der Pflanze noch nicht ausgeschlossen. Dieses gilt auch dann noch, wenn, wie Fig. 10 darstellt, Umwachsen und Verwachsen der Wurzelhaare, Rhizoiden u. s. w. mit Bodenpartikeln eintritt, wobei die Wurzelhaare öfters absonderliche Gestalten annehmen und so die Bodentheilchen umfassen, dass eine Trennung ohne Verletzung nicht möglich ist.

Tritt Wasser an irgend einer Stelle in die Wurzel, so wird das entzogene Wasser aus benachbarten Zonen ersetzt, und überhaupt eine rückgreifende Was-

bewegung im Boden erzielt, vermöge welcher, wie wohl zuerst Schulz-Fleeth[1]) richtig hervorhob, die Pflanze sich Bodenmassen nutzbar macht, in die kein Theil des Wurzelsystemes eindrang. Mit abnehmendem Wassergehalt im Boden wird es der Pflanze immer schwieriger, die genügenden Wassermengen zu erhalten, nicht nur weil der Wasservorrath überhaupt abnimmt, sondern auch weil die zuerst in einen trockenen Boden eintretenden Wassertheile fester gebunden werden. Deshalb wird endlich ein Zustand herbeigeführt, in welchem die Pflanze dem Boden die noch vorhandenen Wassertheile nicht mehr zu entziehen vermag, und wie die Pflanze selbst Wasserdampf aus der Luft nicht genügend condensirt, um das zum Fortkommen nöthige Wasser zu gewinnen, kann auch der Boden nicht durch Verdichtung von Wasserdampf eine Pflanze in geeigneter Weise mit Wasser versorgen. Uebrigens bleibt eine transspirirende Pflanze noch in einem Boden turgescent, aus dem selbst durch namhafte Zusammendrückung Wasser nicht ausgepresst wird.



Fig. 10. A. Rhizoid von Polytrichum juniperinum und B. von Marchantia polymorpha ($^{240}/_1$). C. Wurzelhaar von Poa annua. D. dgl. von Draba verna ($^{320}/_1$). Die Präparate wurden durch ganz leichtes Abschwenken der Objekte in Wasser gewonnen.

Eine bedeutungsvolle Eigenschaft der Ackererde ist deren Fähigkeit, viele anorganische und auch organische Körper einer Lösung zu entziehen, so dass z. B. Mistjauche, wenn sie durch eine genügend mächtige Bodenschicht filtrirt wird, ziemlich farblos abläuft und von gewissen anorganischen Körpern nur noch Spuren enthält. Insbesondere mit Rücksicht auf die anorganischen Stoffe ist die Absorptionsfähigkeit der Bodenarten zahlreichen Untersuchungen unterworfen worden, nach welchen von den für die Pflanze wesentlich in Betracht kommenden Stoffen Kali, Ammoniak, Natron, Kalk, Magnesia, Phosphorsäure, häufig auch Kieselsäure reichlich in einem Ackerboden zurückgehalten, Schwefelsäure und Salpetersäure dagegen nicht oder kaum absorbirt werden. Die oben genannten Alkalien und alkalischen Erden werden sowohl dann zurückgehalten, wenn sie als Oxyde, als auch dann, wenn sie als Salze in den Boden gelangen. Im letzteren Falle vollzieht sich aber eine Umlagerung, so dass nach

1) Der rationelle Ackerbau 1856, p. 131 u. 168.

Zusatz des Sulfates, Nitrates oder der Chlorverbindung eines Alkalis das entsprechende Salz einer alkalischen Erde, zumeist ein Calciumsalz, in Lösung geht, während ein Alkaliphosphat ohne solche Auswechslung absorbirt wird. Zumeist ist die Stärke der Absorption für Oxyde und Salze der Alkalien und alkalischen Erden durch die folgende Reihenfolge: Kalium, Ammonium, Magnesium, Natrium, Calcium gekennzeichnet, und hiernach ist es auch verständlich, warum bei Zusatz von Salzlösungen zumeist ein Calciumsalz in Lösung geht, Lösungen der Calciumsalze aber nur sehr geringe Absorption zeigen. Uebrigens werden ausser den genannten Körpern noch viele Metalle aus ihren Lösungen im Boden niedergeschlagen[1], und ebenso nicht wenige organische Stoffe, wie Gerbsäure, Farbstoffe absorbirt. Auch Gase erfahren z. Th. eine erhebliche Condensation in einem humösen Boden. Von jedem Körper wird natürlich so lange in den Boden aufgenommen, bis eine Sättigung erreicht ist, doch ist im Ackerboden unter natürlichen Verhältnissen wohl selten oder nie eine so weit gehende Anhäufung der absorptionsfähigen Stoffe gegeben. Die Absorption hängt ferner, ausser von der Natur des Salzes, in hohem Grade von der Qualität des Bodens ab, und es ist bekannt, dass ein aus Quarzkörnern gebildetes Substrat kaum bemerkliche absorbirende Eigenschaften besitzt.

In physiologischer Hinsicht hat die Frage, wie die Absorption zu Stande kommt, ob eine chemische oder physikalische Bindung thätig ist, nur untergeordneten Werth, dagegen ist es von hoher Bedeutung, dass die Absorption keines Stoffes eine absolute ist, und erneuerte Wassermassen dem Boden dauernd kleine Mengen absorbirter Stoffe entziehen können. Noch wirksamer als reines Wasser ist in dieser Hinsicht kohlensäurehaltiges Wasser, und in noch höherem Grade verdünnte Salzsäure oder Salpetersäure, durch welche sogar die ganze Menge absorbirter Stoffe aus einem Boden entfernt werden kann. Ebenso können auch manche Salzlösungen durch die schon erwähnten Umsetzungen lösend auf gewisse Bodenbestandtheile wirken. Das Bodenwasser ist demgemäss stets, wie das auch das ablaufende Drain- und Lysimeterwasser beweist, eine wenn auch sehr verdünnte Salzlösung, bei deren Herstellung die im Boden durch Verwesung organischer Stoffe und durch Athmung lebender Pflanzentheile entstehende Kohlensäure begünstigend mitwirkt. Für diese Bodenlösung kommen aber nicht allein die zuvor absorbirten Stoffe in Betracht, da durch Verwitterung von Gesteinsfragmenten, welche durch Kohlensäure, Sauerstoff und Salzlösungen mehr oder weniger beschleunigt wird, bis dahin unzugängliche Stoffe disponibel werden und nun entweder in Lösung gehen oder zunächst im Boden absorbirt und zurückgehalten werden. Eben dieses geschieht auch mit denjenigen Aschenbestandtheilen, welche durch Verwesung organischer Körper wieder in Freiheit gesetzt werden. Hierbei ist das allmähliche Fortschreiten der Verwesung bedeutungsvoll, indem so nur nach und nach Salpetersäure entsteht und von dieser für Ernährung der Pflanzen wichtigen Stickstoffverbindung immer nur kleine Mengen im Boden vorhanden sind. In dieser Weise ist erreicht, dass von dem werthvollen Stickstoffmaterial erhebliche Mengen durch Wasser nicht ausgewaschen werden.

Das Bodenwasser ist somit immer eine verdünnte Lösung, welche in einem

---

1) Sehr reichlich z. B. Kupfer, Nobbe, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 272.

fruchtbaren Boden die für eine Pflanze nothwendigen Stoffe dauernd enthält, denn wenn die Pflanze von einem gelösten Stoffe etwas aufnimmt, geht eine kleine Menge dieses Stoffes aus dem absorbirten in den gelösten Zustand über. Dabei ist nicht nur diejenige Bodenlösung und diejenige Bodenmasse der Pflanze dienstbar, welche unmittelbar die Wurzeln oder andere aufnehmende Organe umgibt. Denn wird der Bodenlösung ein Körper entzogen, so bringt das gestörte Gleichgewicht einen nach dem aufnehmenden Organe hin gerichteten Diffusionsstrom zu Wege und die Herbeiführung gelöster Stoffe aus ferneren Bodenmassen wird durch die Wasserbewegung beschleunigt, welche in Folge der Wasseraufnahme in die Pflanze in gleichsinniger Weise erzeugt wird. So können also, falls Wassergehalt und Beschaffenheit des Bodens kein Hinderniss bilden, den aufnehmenden Organen sehr entfernte Bodenmassen der Pflanze nutzbar werden. Die Landpflanze wird übrigens durch die Bodenlösung in analoger Weise mit gelösten Stoffen versorgt, wie eine Wasserpflanze durch die sie umgebende verdünnte Lösung. Der mit der Absorption verknüpften Umsetzungen halber können anorganische Nährstoffe, auch wenn sie in verschiedener Verbindung in den Boden gelangten, dennoch der Pflanze in der Bodenlösung in wesentlich gleicher Form geboten sein.

Die in der Erde befindlichen Pflanzenorgane begünstigen schon durch Produktion von Kohlensäure die Bereicherung des Bodenwassers an löslichen Stoffen, wirken aber ausserdem, wenigstens vielfach, durch Ausscheidung nicht flüchtiger Säuren lösend auf die Umgebung. Doch dürfte solche Ausscheidung von Säure nicht unter allen Umständen stattfinden, und sicher ist, dass bei Zusatz geeigneter Nährstoffe zum Boden und ebenso durch entsprechende Zusammensetzung einer wässrigen Nährlösung eine alkalische Reaktion durch die Pflanze erzeugt wird (§ 12). In einem normalen Ackerboden scheinen indess die meisten Pflanzen aus jüngeren Wurzeltheilen und aus Wurzelhaaren Säure auszuscheiden, deren Existenz durch die Reaktion auf das den Wurzeltheilen angepresste Lakmuspapier und ferner durch die Wirkung auf polirte Marmorplatten nachzuweisen ist. Werden nämlich solche in horizontaler Lage in die Erde eines Blumentopfes gebracht, so, dass die abwärts strebenden Wurzeln eine Strecke weit der Platte angeschmiegt fortwachsen müssen, so zeichnen Wurzeln und Wurzelhaare ihren Verlauf als Aetzfiguren auf. Die mit säurehaltigem Wasser imprägnirte Zellwand wirkt hier in ähnlicher Weise wie Thierblase oder Streifen von Fliesspapier, welche nach Imprägnation mit säurehaltigem Wasser in Contact mit einer Marmorplatte Calciumcarbonat lösen und sogleich die entstehende Lösung imbibiren. In solchem Sinne machen Wurzeln und Wurzelhaare lösende Wirkungen auf Bodentheilchen und die in diesen absorbirten Nährstoffe geltend, wenn sie in der Erde mit jenen in Contact kommen. Auf grössere Distanzen wird die Säure, auch wenn sie in das umspülende Bodenwasser gelangt, direkt nicht wirken, indem dieselbe durch die in der nächsten Umgebung hervorgerufenen Zersetzungen bald neutralisirt sein muss. Somit ist für solche direkte Aktion die Ausbreitung der Wurzeln und Wurzelhaare von wesentlichem Belang, übrigens erleichtert natürlich eine Ausbreitung der Wurzeln auch dann die Ausbeutung grösserer Bodenmassen, wenn es sich nur um Ueberführung der im Bodenwasser gelösten Körper in die Pflanze handelt.

Voraussichtlich ist das Quantum von Nährstoffen, welches Pflanzen durch die lösende Wirkung secernirter Säure gewinnen, für verschiedene Pflanzen different und für dieselbe Pflanze je nach Qualität des Bodens und anderen äusseren Bedingungen variabel. Bei Cultur in mit Nährlösung versetztem Quarzsand oder bei Wassercultur hat eine solche Ausscheidung von Säuren keine wesentliche Bedeutung, sofern Entstehung alkalischer Reaktion vermieden ist. Dagegen mögen in manchen Bodenarten einzelne Stoffe erst durch lösende Wirkungen der Pflanze in genügender Menge oder vielleicht überhaupt erst zugänglich werden. Thatsächlich ist in manchen Fällen die Ausscheidung löslich machender Stoffe unerlässlich, um die Aufnahme einzelner Nährstoffe zu ermöglichen oder Pflanzen die Bedingungen für ihre Existenz zu schaffen. Es sei hier nur an die fleischverdauenden Phanerogamen erinnert, bei denen durch secernirte Säure und Ferment Proteinstoffe in lösliche Form gebracht werden, und an Pilze, welche gleichfalls durch Secrete auf ihr Substrat wirken, sei es um so direkt Nährstoffe zu gewinnen oder vermöge lösender Wirkungen den Weg ins Innere eines Organismus zu finden.

Wasserhaltende Kraft. Im Allgemeinen sind oben die Ursachen angedeutet, durch welche Wasser in einem Boden zurückgehalten wird, und es ist hier nicht Absicht, näher auf die Bedeutung von Qualität, Feinkörnigkeit und andere für die wasserhaltende Kraft eines Bodens bedeutsame Umstände einzugehen, da es sich hierbei um ein für die Agrikultur, nicht aber für reine Physiologie bedeutungsvolles Thema handelt[1]. Durchgehends enthalten im gesättigten Zustande Sandbodenarten am wenigsten, humose Bodenarten am meisten Wasser. Meister[2] fand u. a., dass 1000 Gewichtstheile eines Sandbodens 304, eines Torfbodens 1052 Gewichtstheile Wasser absorbiren, Werthe, zwischen welche die für andere Bodenarten von diesem Forscher gefundene wasserhaltende Kraft zu liegen kommt. Die Wassermenge, welche ein Boden zurückhält, wenn er auf einem Trichter mit Wasser übergossen wird, ist übrigens kein Maassstab für die Menge Wasser, welche die Pflanze aus einem Boden beziehen kann. Denn verschiedene Bodenarten enthalten lufttrocken sehr ungleiche Wassermengen, welche im allgemeinen der Pflanze nicht nutzbar sind, weil diese einem lufttrockenen Boden nennenswerthe Wasserquantitäten nicht entnimmt. Eine annähernde Vorstellung über die Wassermengen, welche einer Pflanze in verschiedenen mit Wasser gesättigten Bodenarten zur Verfügung stehen, geben von Sachs[3] ausgeführte Experimente. In diesen wurde die wasserhaltende Kraft eines Bodens mit dem Wassergehalt verglichen, welcher das Welken einer mässig transpirirenden Pflanze nicht zu hindern vermochte. Eine junge Tabakpflanze welkte unter solchen Umständen, als der Boden noch 12,3 Proc. seines bei 100° C. bestimmten Trockengewichtes enthielt, und da dieser Boden im gesättigten Zustande 46 Gewichtsprocent Wasser einschloss, so waren für die Tabakpflanze 46—12,3=33,7 Proc. Wasser in dem gesättigten Boden disponibel. Diese verwendbare Wassermenge war in einem Lehmboden 52,1 — 8 = 44,1 Proc. und in einem grobkörnigen Quarzsande 20,8 — 1,5 = 19,3 Proc. nach Experimenten, welche mit ähnlichen Tabakpflanzen in der besagten Weise ausgeführt wurden. Die Wassergehalte von 12,3, resp. 8, resp. 1,5 Proc. stimmen annähernd mit dem Wassergehalte der bezüglichen lufttrockenen Bodenarten. Zugleich ersieht man aus diesen Angaben, dass eine Pflanze einem Humusboden nicht so weitgehend Wasser entreissen kann als einem Sandboden, doch sind, wenn wassergesättigte Bodenarten vorliegen, in einem Humusboden grössere

---

1) In Lehrbüchern d. Agrikulturchemie sind die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Bodens ausführlicher behandelt. Es sei deshalb hier z. B. auf A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchemie II. Aufl. 1876, Bd. II, und auf Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. Physiologie IX. Aufl. 1876 verwiesen.

2) Jahresbericht d. Agrikulturchemie 1859 — 60, p. 40.

3) Versuchsstat. 1859, Bd. I, p. 234.

Wassermengen für die Pflanzen disponibel, weil die wasserhaltende Kraft erheblich grösser ist, als die des Sandbodens.

So lange der Boden nicht lufttrocken ist, wird also eine Pflanze demselben immer noch etwas Wasser entreissen können, wie das gleichfalls aus Experimenten von Sachs[1]) hervorgeht. Dieser stellte in einem geräumigen Glasgefäss, dessen Boden mit einer Wasserschicht bedeckt war, einen Blumentopf so auf ein umgekehrtes Becherglas, dass Wasser nicht direkt in Contact mit dem Blumentopf kam. Das Glasgefäss wurde dann mit einem halbirten Glasdeckel zugedeckt, durch dessen centrale Durchbohrung die Pflanze in die Luft ragte, während der Topf und sein Inhalt in einem nahezu dampfgesättigten Raume sich befanden. In einem Experimente wurde zu solcher Zusammenstellung eine Pflanze von Phaseolus multiflorus verwandt, welche in lehmiger Gartenerde erwachsen war und, nachdem sie 3 Blätter entfaltet hatte, so lange ohne Begiessen an der Luft blieb, bis die Blätter zu welken begannen. Da die Blätter sich wieder erholten und während Juni und Juli sich straff erhielten, so genügte der Wassergehalt, welchen der Boden im dampfgesättigten Raum annahm und erhielt, um der Pflanze dauernd ein gewisses Quantum Wasser zuzuführen. Doch reichte diese Wassermenge nicht aus, um die Pflanze normal fortkommen zu lassen, denn während der Dauer des Experimentes wurden neue Blätter nicht entfaltet. Minder günstig fiel ein Versuch mit einer in Buchenhumus cultivirten Tabakpflanze aus. Da bei diesem Experimente immer nur beschränkte Wasserzufuhr möglich ist, so muss natürlich eine zu stark transpirirende Pflanze unvermeidlich welken. Bei der Ausführung der Versuche wird allerdings in Folge von Temperaturschwankungen gelegentlich eine gewisse Thaubildung im Boden stattgefunden haben, doch würde auch ohne solche obiges Resultat erzielt werden, wenn eine Pflanze einem Boden bis zu dessen Lufttrockenheit etwas Wasser zu entziehen vermag, und übrigens die Transpiration auf ein entsprechend geringes Maass gebracht wird. Die Annahme A. Mayer's[2]), dass nur durch Thaubildung der Erfolg der von Sachs ausgeführten Experimente zu erklären sei, kann ich nicht als gerechtfertigt anerkennen.

Absorption im Boden. Die Eigenschaft des Ackerbodens, gelöste Stoffe zurückzuhalten, wurde von Gazzeri[3]) entdeckt, von Th. Way[4]) durch schon umfassendere Arbeiten erwiesen, und dann namentlich von Liebig[5]) deren hohe Bedeutung im Naturhaushalt hervorgehoben. Seitdem sind zahlreiche Arbeiten darauf gerichtet gewesen, die thatsächlichen Vorgänge und die Ursachen der Absorption festzustellen[6]). Die Frage nach dem Mechanismus der Absorption kann hier nur angedeutet werden. Während Liebig und Andere geneigt waren, die Absorption als physikalisches Phänomen anzusehen, wurde dieselbe von Rautenberg, A. Beyer und Andern als ein chemischer Prozess angesprochen. Die bezügliche Discussion ist übrigens zum guten Theil gegenstandslos, da die Grenze zwischen Chemie und Physik eine willkürliche und der Natur der Sache nach überhaupt unbestimmt ist. Thatsächlich sind aber chemische Umlagerungen im Spiele, wenn etwa aus Chlorkalium das Kalium im Boden zurückgehalten wird, während Chlorcalcium in Lösung geht, doch dürften andere Stoffe, wie z. B. Farbstoffe, in dem Boden ohne eingreifende Umlagerungen, in analoger Weise wie in Kohle oder in geronnenem Eiweiss, fixirt werden. Nach zahlreichen Untersuchungen, welche namentlich auch durch die aus neuerer Zeit stammenden Experimente bestätigt wurden, kann kein Zweifel sein, dass speziell Alkalien und alkalische Erden wesentlich durch Bildung von Silicaten im Boden fixirt werden. Dem entsprechend hört die Absorptionsfähigkeit des Bodens für Salze der Alkalien und alkalischen Erden auf, wenn durch Kochen mit Salzsäure alle Hydrosilicate zerstört sind und damit eine Auswechselung des Alkalis gegen eine alkalische Erde unmöglich gemacht ist. Dagegen werden auch dann noch ätzende Alkalien absorbirt, indem dieselben mit der vorhandenen Kieselsäure eine unlösliche Verbindung eingehen. So gewiss nun die Entstehung der Silicate

---

1) L. c. p. 236.

2) Lehrbuch d. Agrikulturchemie 1876, Bd. 2, p. 135.

3) Siehe Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 56.

4) Journal of the Royal Agric. Soc. 1850, Bd. XI, p. 313 u. Bd. XV, p. 91.

5) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 109.

6) Ausser den genannten Werken von A. Mayer u. Liebig, vgl. namentlich van Bemmeln, Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 135 u. 1879, Bd. 23, p. 263.

wohl die wesentlichste Ursache für Fixirung der Basen ist, so sicher gibt es doch auch andere Absorptionsvorgänge, in denen die Bindung in anderer Weise zu Stande kommen muss, denn manche Farbstoffe, Gerbsäure und überhaupt Körper, die in keiner Beziehung zu Silicatverbindungen stehen können, werden im Boden zurückgehalten. Deshalb muss die Gesammtmenge der Alkalien und alkalischen Erden nicht unter allen Umständen durch Silicatbildung festgehalten werden, und es liegt nahe, dass z. B. Aluminiumoxyd oder Eisenoxyd, wenn sie im Boden vorhanden sind, etwas Ammoniak binden, ferner dass auch unlösliche Phosphate bei der Absorption eine Rolle spielen.

Die Nährlösung im Boden. Durchgehends enthält das Bodenwasser nur geringe Mengen anorganischer und organischer Stoffe, wie dieses sogleich der geringe Substanzgehalt der Drain- und Lysimeterwässer beweist, und nur ausnahmsweise kommen auf salzigem Boden Bodenlösungen von erheblicherer Concentration vor. Direkte Versuche haben auch gezeigt, welche geringen Mengen von absorbirten Stoffen an Wasser abgegeben werden. Peters[1] fand z. B., dass zum Entziehen von 1 Theil Kali 28000 — 36600 Theile Wasser nöthig waren, Bretschneider[2], dass 51612 Theile Wasser nur 1 Theil Phosphorsäure auflösten. Dass auch die nicht absorbirten Stoffe in nur geringer Menge vorhanden sind, ist für die Oeconomie des Bodens bedeutungsvoll. Denn so wird ein Verlust an Salpetersäure vermieden, welche allmählich aus Ammoniak oder unlöslichen Stickstoffverbindungen entsteht. Letztere können übrigens gelegentlich in reichlicher Menge vorhanden sein, ohne dass der Stickstoffbedarf der Pflanze gedeckt wird, falls die Aufschliessung jener zu langsam fortschreitet[3].

Das Aufschliessen von Gesteinen, sowie die Ueberführung von absorbirten Stoffen in Lösung wird sehr wesentlich begünstigt durch Salzlösungen[4] und durch Kohlensäure. Letztere wird in einem Ackerboden durch Verwesung organischer Reste, ferner durch Oxydation des schon vorhandenen Humus dauernd gebildet[5]. Demgemäss enthält die Bodenluft relativ viel Kohlensäure und ist in einem Humusboden reicher an diesem Gase, als in einem Sandboden. In letzterem fand Boussingault[6] den Kohlensäuregehalt der eingeschlossenen Luft bis auf 0,24 Volumenproc. zurückgehend, während die aus frisch gedüngter Erde ausgezogene Luft bis 9,7 Volproc. Kohlensäure enthielt, wobei noch zu beachten ist, dass die Kohlensäure, wie auch andere Gase, in einem Humusboden in nicht unerheblichem Maasse verdichtet wird[7]. Dass der Dünger auch durch Kohlensäurebildung und das hierdurch vermittelte Löslichmachen von Salzen Bedeutung hat, wurde schon von de Candolle[8] hervorgehoben.

Wurzeln, Rhizoide u. s. w. unterstützen das Löslichmachen von Bodenbestandtheilen durch Produktion von Kohlensäure und wirken ausserdem noch durch die Ausscheidung nicht flüchtiger Säuren. Die Ausgabe von Kohlensäure durch Wurzeln kann nach dem Vorgang von Liebig demonstrirt werden, indem man unverletzte Wurzeln in mit neutraler Lakmustinktur versetztes Wasser einstellt; es entsteht dann eine Röthung, welche beim Kochen wieder verschwindet.

Schon Moldenhawer[9] nahm an, dass jüngere Wurzeltheile Stoffe ausscheiden, welche Nährstoffe in gelöste und zur Aufnahme in die Pflanze geeignete Form überführen, ohne

---

1) Versuchsst. 1860, Bd. 2, p. 135. 2) Jahresb. für Agriculturchemie, 1865, p. 22.

3) Vgl. Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 289 u. 321 und ebend. 1861, Bd. 2, p. 14. W. Wolf Landwirthschaftl. Jahrb. Bd. II, p. 70.

4) Ueber Einfluss von Salzlösungen auf Löslichmachen von Bodenstoffen, siehe Peters Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 138; A. Beyer, Annalen d. Landwirthschaft. 1868, Bd. 22, p. 104. — Ueber Wirkung v. Kohlensäure vgl. Peters l. c. p. 136; Bretschneider, Jahresb. d. Agriculturchemie 1866, p. 43; Beyer, Versuchsst. 1871, Bd. 14, p. 317.

5) Saussure, Rech. chimiq. 1804, p. 180. Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur 1876, IX. Aufl. p. 22.

6) Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 130.

7) Literatur: E. Reichardt, Jahresb. für Agriculturchemie 1866, p. 24; G. Döbrich, Annalen d. Landwirthschaft 1868, Bd. 52, p. 181; G. Ammon in Wollny, Forschungen a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik 1879, Bd. II. Referat im Chem. Centralblatt 1879, p. 718.

8) Physiologie, übersetzt von Röper 1833, Bd. I, p. 60.

9) Beiträge zur Anatomie d. Pflanzen, 1812, p. 312.

sich indess über die Natur dieser Ausscheidungen näher auszusprechen. C. Sprengel[1] dagegen lässt die Wurzeln Säuren ausscheiden, und wie de Candolle[2] bereits die lösenden Wirkungen von Flechten auf ihr Substrat als durch secernirte Säuren veranlasst ansprach, hat späterhin Liebig[3] vertiefte Linien, welche im Boden liegende Kalkgeschiebe häufig zeigen, richtig gedeutet, nämlich als eine Folge der Aktion, welche die mit säurehaltiger Flüssigkeit imprägnirten Zellwandungen der Wurzeln ausüben. Diese Säureausscheidung durch Wurzeln, Rhizoiden, Haftfasern lässt sich durch die Röthung constatiren, welche an eine Wurzel angedrücktes Lakmuspapier erfährt, und zugleich ist durch die bleibende Röthung festgestellt, dass es sich um eine andere Säure als um die flüchtige Kohlensäure handelt[4]. Sehr schön wird die durch Säuren vermittelte lösende Wirkung der Wurzeln demonstrirt, wenn man, wie das Sachs[5] that, in einen Blumentopf eine polirte Marmorplatte legt, diese genügend hoch mit Erde bedeckt und nun in dieser eine Pflanze, etwa eine Bohne oder eine Sonnenrose, aus Samen erzieht, oder auch eine Pflanze mit schon entwickeltem Wurzelsysteme in den Boden eingepflanzt. Die beim Fortwachsen auf die Marmorplatte auftreffenden Wurzeln wachsen auf dieser hinkriechend weiter, und indem sie etwas Kalk an der Contactstelle auflösen, ist, je nach der Intensität der Wirkung, ihr Verlauf durch matt geätzte Streifen oder auch durch merklich vertiefte Furchen gekennzeichnet. In günstigen Fällen erhält man so eine Corrosionsfigur, welche nicht nur die Contactstellen der Wurzeln und Wurzelfasern, sondern auch der Wurzelhaare erkennen lässt. Undeutlichere Corrosionen kann man sichtbar machen, indem man weisse Marmorplatten mit Eisenocker oder Zinnober, schwarze Marmorplatten mit Zinkweiss oder Wismuthweiss abreibt.

In analoger Weise hat Sachs auf Platten aus Dolomit, Magnesit und Osteolith Corrosionsbilder von Wurzeln dargestellt. Dagegen blieben bei Anwendung von Gypsplatten diejenigen Stellen glatt, an welchen Wurzeltheile auflagen, während die übrige Fläche der Platte rauh erschien. Hier verhindert die Bedeckung mit Wurzeln die vom Bodenwasser auf den Gyps ausgeübte lösende Wirkung, und deshalb kann nach mehrwöchentlicher Dauer des Versuches der Verlauf der Wurzeln sogar durch schwach erhabene Leisten auf der Gypsplatte gekennzeichnet sein.

Die scharfe Abzeichnung des Verlaufes einer Wurzel auf einer Marmorplatte spricht dafür, dass nicht durch Kohlensäure die Corrosion erzeugt wird. Weiter lässt sich aus der Beschränkung der Corrosion auf die Contactstelle entnehmen, dass die mit säurehaltigem Wasser imbibirte Zellwand in analoger Weise lösend wirkt, wie ein Streif Fliesspapier oder Thierblase, welche nach Tränkung mit säurehaltigem Wasser auf eine Marmorplatte gelegt wurden. Der löslich gemachte Körper wird dann unmittelbar in die Thierblase und ebenso in die Zellwand imbibirt und eventuell weiter in das Innere der Zelle eingeführt und kann so der Pflanze incorporirt werden, ohne dass von dem Bodenwasser erhebliche Mengen des gelösten Wassers fortgeführt werden. Den Modus dieser Aufnahme kann man veranschaulichen, indem man, wie es Zöller[6] auf Veranlassung Liebig's that, die eine Oeffnung eines U-Rohres mit Blase zubindet und nun mit etwas Salzsäure versetztes Wasser so einfüllt, dass der abgeschlossene Schenkel ganz mit Flüssigkeit angefüllt ist. Bringt man dann Stückchen von Calciumcarbonat, Calciumphosphat u. s. w. auf die feuchte Blase (Fig. 11 bei *a*), so lässt sich in der Innenflüssigkeit nach einiger Zeit Calcium oder Phosphorsäure nachweisen.

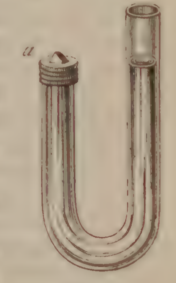


Fig. 11.

Welche Säure zumeist von den Wurzeln ausgeschieden wird, ist noch näher festzustellen. Zwar sprechen Becquerel und ebenso Oudemanns und Rauwenhoff (l. c.) Essigsäure als die secernirte Säure an, doch ist ein bestimmter Beweis hierfür nicht in den Arbeiten dieser Autoren zu finden. Es ist in der That sehr fraglich, ob immer dieselbe

---

1) Die Lehre vom Dünger, 1839, p. 23.
2) Physiol., übers. von Röper, 1833, Bd. I, p. 191.
3) Annalen d. Chemie u. Pharm. 1858, Bd. 105, p. 139.
4) Becquerel, Archiv. de Botanique 1833, Bd. I, p. 400; Oudemans u. Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 220. 5) Bot. Zeit. 1860, p. 117.
6) Versuchsstat. 1868, Bd. 5, p. 45.

Säure ausgeschieden wird, und nach den früher (§ 12) mitgetheilten Erfahrungen dürfen wir erwarten, dass gelegentlich auch Salzsäure die wirkende Säure sein wird. Denn da eine wässrige Lösung gewöhnlich sauer und oft sehr sauer durch Salzsäure wird, wenn genügende Mengen von Chlormetallen der Pflanze geboten sind, so dürfte sicherlich dieselbe Säure auch unter geeigneten Verhältnissen durch eine im Boden cultivirte Pflanze producirt werden. Die citirten Erfahrungen lehren ferner, dass Säure nicht in jeder Nährflüssigkeit gebildet wird, und sogar alkalische Reaktion entstehen kann. So wird denn eine Pflanze wohl auch in einem Humusboden nicht unter allen Umständen gleiche Mengen Säure ausscheiden, und vielleicht wird die Secretion von Säure unter gewissen Verhältnissen ganz unterbleiben. Auf eine vereinzelte Beobachtung von M. Schulz[1], nach welcher die Wurzeln keimender Leguminosen und Gramineen gegen angedrücktes Lakmuspapier nicht sauer, sondern sogar schwach alkalisch reagirten, können noch keine weitergehenden Schlüsse gebaut werden. — Uebrigens kann eine organische Säure im Vereine mit dem Salze einer anorganischen Säure stärker lösend wirken, wie dieses Emmerling[2] darthat. Nach diesem wird Kalkspath von einer Oxalsäurelösung, welche im Liter $^1/_{100}$ Molekül Säure enthält, nur sehr unbedeutend, nach Zusatz von etwas Salpeter aber viel stärker angegriffen. Es erklärt sich dieses daraus, dass die Oxalsäure ein wenig Salpetersäure austreibt, deren Entfernung durch Vereinigung mit Calcium eine fortschreitende Zersetzung des Salpeters und damit eine dauernde Bildung kleiner Mengen von Salpetersäure zur Folge hat.

Sicherlich hat in gegebenen Fällen die lösende Wirkung der Wurzeln, Rhizoiden u. s. w. Bedeutung für den Gewinn der Nährstoffe, doch können sicherlich auch ohne solche Aktion Pflanzen die genügende Menge von Nährstoffen aus einem Ackerboden beziehen, der die fraglichen Körper reichlich genug enthält. Jedenfalls ist Liebig's[3] Annahme ungerechtfertigt, dass die Landpflanze die Gesammtmenge ihrer Aschenbestandtheile nur durch die lösende Wirkung der Wurzeltheile dem Boden entreissen könne. Die vielfachen Expirimente, welche angestellt wurden, um Liebig's Ansicht zu stützen oder zu widerlegen, kann ich füglich übergehen[4], da aus keinem derselben einigermaassen zu entnehmen ist, welche Bedeutung in einem konkreten Falle die lösende Aktion der Wurzel für Gewinn der anorganischen Nährstoffe hatte. Wenn in den von Nägeli und Zoller[5] angestellten Versuchen eine Bohnenpflanze gut in einem Topfe gedieh, der mit einer anorganischen Nährstofflösung gesättigt war, dagegen spärliche Ernte in einem Topfe lieferte, welcher nur wenig von dieser Nährlösung enthielt, so ist doch daraus nicht zu folgern, wie das Liebig that, dass die Nährstoffe durch lösende Wirkung der Wurzeln gewonnen werden müssen. Denn bei geringerem Vorrath an absorbirten Nährstoffen werden diese durch das Bodenwasser nicht so reichlich der Pflanze dargeboten als da, wo eine grössere Menge absorbirter Stoffe im Boden enthalten ist.

In einem Boden freilich, in welchem die vorhandenen Nährstoffe nicht oder unzureichend durch das Bodenwasser, aber reichlich genug durch Säuren gelöst werden, würde die direkte Aktion der Wurzeln relativ bedeutungsvoll oder auch unentbehrlich zur Gewinnung genügender Mengen anorganischer Bestandtheile sein können. Ob derartige Verhältnisse vorkommen, ist bis dahin nicht constatirt, doch wird man wohl annehmen dürfen, dass z. B. bei Flechten und Moosen, welche sich auf nackten Felsblöcken ansiedeln, die von den Haftfasern und Rhizoiden ausgeübte lösende Aktion von Wichtigkeit für Gewinn der Aschenbestandtheile ist, denn wenn diese auch vielfach durch Staub herbeigeführt werden, so möchte diese Quelle in den oft sehr staubfreien höheren Lagen der Alpen schwerlich genügend sein. Zugleich ist diese lösende Wirkung bedeutungsvoll, wo es sich darum handelt, nackte Felsen der Vegetation dienstbar zu machen. Die Haftfasern und Rhizoide von Moosen und Flechten dringen nämlich zwischen die durch lösende Wirkung jener auf-

1) Journal für prakt. Chemie 1862, Bd. 87, p. 135.

2) Berichte d. Chem. Gesellsch. 1877, Bd. 10, p. 650.

3) L. c. p. 138, auch in d. IX. Aufl. (1876) d. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. wird die gleiche Ansicht vertreten.

4) Ein Theil dieser Literatur ist citirt bei A. Mayer, Lehrb. d. Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., p. 104.

5) Annalen d. Chemie u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 139 und Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 40. — Aehnliche Versuche stellte auch an Stohmann, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 424.

gelockerten Gesteinspartikel, und indem mit diesen und herbeigeführten Staubtheilen die abgestorbenen Theile der fraglichen Gewächse sich mengen, wird ein klein wenig eines zwar immer noch ungünstigen Bodens gewonnen. Dieser kann indess schon etwas anspruchsvollere Vegetabilien beherbergen, welche das Werk ihrer Vorgänger fortsetzen und erweitern, bis endlich, nach vielleicht vielfachem Wechsel, eine üppige Vegetation als Monument der ersten Besiedler aus einem humusreichen fruchtbaren Boden sich erhebt. An Laven des Vesuv, sowie an Felstrümmern alpiner Bergstürze, kann der aufmerksame Beobachter oft in schönster Weise dieses Walten und Schaffen der Flechten und Moose verfolgen [1].

Die Ausbreitung der aufnehmenden Organe begünstigt natürlich im Allgemeinen die Stoffaufnahme in die Pflanze, ohne dass übrigens ein gerades Verhältniss zwischen Ausbreitung der Wurzeln, Rhizoiden u. s. w. und der Aufnahmefähigkeit bestände. Denn wenn wir auch ein Substrat gleicher Qualität voraussetzen, so kommen doch noch die spezifisch differenten Eigenschaften der aufnehmenden Organe in Betracht, und ferner wird die Herstellung möglichst vieler Contactstellen zunächst eine höhere Bedeutung bei denjenigen Organen haben, welche einen grösseren Theil ihrer Nährstoffe durch Ausscheidung löslich machender Körper gewinnen. — Durch die in die Länge wachsenden Wurzeltheile wird zunächst neues Terrain erobert [2], dessen Ausbeutung begünstigt wird durch die nach allen Richtungen ausstrahlenden Wurzelauszweigungen von meist geringerem Längenwachsthum und ferner durch die Wurzelhaare, welche bei den meisten Landpflanzen, jedoch nicht bei allen vorhanden sind und z. B. nach H. Müller [3] den Wurzeln von Hyazinthe und Zwiebel immer fehlen. Die Wurzeln werden aber mit dem Alter weniger geeignet für Aufnahme von Stoffen, indem einmal umhüllende Korkschichten sich bilden, die Wurzelhaare absterben, und endlich vielfach die kleineren Seitenwurzeln zu Grunde gehen. Da nun den Wurzelhaaren Bodentheilchen anhaften (p. 73), so zeigen sich Wurzeln, wenn sie aus dem Boden vorsichtig ausgehoben werden, nur so weit mit anhaftenden Bodentheilchen umhüllt, als noch Wurzelhaare vorhanden sind [4]. Demgemäss ist die Wurzel der in Fig. 12 (p. 82) dargestellten Keimpflanze von Sinapis alba bis auf die von Wurzelhaaren freie Spitze mit einem sogenannten Höschen umgeben, während das schon weiter entwickelte Wurzelsystem von Triticum vulgare (Fig. 13) nur an den jüngeren Wurzeltheilen eine Umhüllung mit Bodentheilen aufzuweisen hat.

Der Modus der Bewurzelung und dessen spezifische Differenzen können hier nicht ausführlich erörtert werden. Bekanntlich haben manche Pflanzen ein nur wenig entwickeltes, andere ein sehr ausgebreitetes Wurzelsystem, welches dann wieder, so bei Klee, Rothtanne, bis in relativ tiefgelegene Bodenschichten vordringt, oder, wie bei der Kiefer, der Pyramidenpappel, in den oberen Bodenschichten sich ausbreitet. Ferner hält bei manchen Pflanzen das Fortwachsen von Wurzeln und damit das Eindringen dieser in neues Bodenterrain lange an, während bei anderen Pflanzen zeitiger ein solches Vordringen aufhört [5]. Hier seien nur vergleichende Beobachtungen von Nobbe [6] über das Wurzelsystem der flachwurzeligen Kiefer (Pinus sylvestris) und der mehr tiefwurzeligen Fichte (Pinus Abies) mitgetheilt. An einjährigen Exemplaren, welche in Glascylindern in einem mit Nährstofflösung

---

1) Vgl. Humboldt, Reisen in den Aequinoktialgegenden I, p. 143; Göppert, Flora 1860, p. 161; Senft, ebendas. 1860, p. 193. Pfeffer, Jahrbuch des Schweizer Alpenclubs 1867—68. IV. Jahrgang, p. 462 und Bryogeographische Studien aus den rhätischen Alpen 1870, p. 135 (Separatabzug aus d. Denkschriften d. Schweiz. naturf. Gesellschaft).

2) Hartig hat demgemäss Triebwurzeln und Faserwurzeln unterschieden. Vgl. Resa, Ueber die Periode der Wurzelbildung, Bonner Dissertation 1877, p. 20.

3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1875, Bd. IV, p. 1018.

4) Treviranus, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 113.

5) Von Literatur über dieses Thema nenne ich hier: Fraas, Wurzelleben der Culturpflanzen 1870. Hellriegel, Jahresb. d. Agriculturchemie 1864, p. 107. W. Schuhmacher, ebendas. 1867, p. 83. Nobbe, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 391. Thiel, Landwirthschaftl. Centralblatt 1870, 2, p. 349 und dessen Tafeln über Bewurzelung 1875, (IV. sér. d. von Nathusius herausgegebenen Wandtafeln für den Unterricht). Auch H. Müller, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1875, IV, p. 999.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 279.

getränktem Sandboden cultivirt worden waren, wurde die Gesammtlänge der in diesem Jahre gebildeten Wurzeln bei der Kiefer zu 12 Meter, bei der Fichte zu 2 Meter bestimmt, und die Gesammtoberfläche der Wurzeln bei der Kiefer zu 20515 qmm, bei der Fichte zu 4139 qmm gefunden. Durch die mächtige Ausbreitung der Wurzeln beherrschte die Kiefer



Fig. 12. In Sand erwachsene Keimpflanzen von Sinapis alba. *A* wurde erhalten, indem der etwas feuchte Sand gelinde abgeschüttelt wurde. In *B* sind die Sandkörner durch Schwenken in Wasser entfernt. (Nach Sachs.)

Fig. 13. In humösem Gartenboden erwachsene Keimpflanze von Triticum vulgare. Nach Abschütteln der Erde haftet diese nur noch an den Wurzelhaare führenden Partien *e'*. Bei *e* fehlen die Wurzelhaare und die Seitenwurzeln *n* sind theilweise abgestorben. (Nach Sachs.)

schon nach 6 Monaten einen Bodenraum, dessen Volumen gleich war einem umgekehrten Conus von 80 bis 90 cm Höhe und fast 2000 qcm Grundfläche. Hiernach ist es verständlich, warum die Kiefer auch noch auf sehr schlechtem Boden zu gedeihen vermag und trotz der Flachwurzeligkeit immerhin genügend im Boden befestigt wird.

Die Bewurzelung fällt aber unter verschiedenen äusseren Bedingungen ungleichartig aus, indem die Ausbildung der Wurzeln modificirt wird, sowohl durch unmittelbare Einwirkungen des Bodens, als auch durch die Abhängigkeit von dem Gesammtgedeihen der Pflanze. Soweit der Erfolg aus der Beeinflussung des Wachsens durch äussere Verhältnisse zu verstehen ist, wird dieser Gegenstand auch in dem das Wachsthum behandelnden Kapitel berührt werden, doch ist oft das endlich erreichte Resultat der Gestaltung der Wurzeln eine durch Zusammengreifen verschiedener Umstände erzielte Resultante, die bis dahin nicht befriedigend aus den einzelnen maassgebenden Faktoren erklärt wurde. Allgemein werden auf Wachsen und Gestaltung der Wurzeln, und im Boden wachsende Pflanzentheile überhaupt, Einfluss haben der Wassergehalt des Bodens und die Qualität der Bodenlösung, der mechanische Widerstand, welchen der Boden entgegensetzt, und alle die Rückwirkungen, welche als Folge mangelhafter Versorgung mit organischen oder anorganischen Stoffen auch das Wachsen der Wurzeln beeinträchtigen. Ferner werden Zufuhr des Sauerstoffs, Bodenwärme und etwas auch das in den Boden eindringende Licht auf die Wurzeln und ihr Wachsthum wirken.

Es ist schon lange bekannt, dass Wurzeln, welche aus Ackerboden in Wasser gelangen, in diesem eine bedeutende Verlängerung erfahren[1], doch trifft dieses nur bei genügender Verdünnung einer Lösung zu, da eine gesteigerte Concentration das Längenwachsthum wesentlich verlangsamt. Nachdem dieses bereits Sachs[2] erkannte, wurde von Nobbe[3] der Einfluss der Concentration einer Nährlösung auf die Ausbildung des Wurzelsystemes von Gerste und Buchweizen näher untersucht. Die schönste Entwicklung des Wurzelsystemes kam bei Gerste (Buchweizen verhielt sich ähnlich) in einer Nährlösung zu Wege, welche 1/2 bis 2 pr. mille an anorganischen Nährstoffen enthielt. In jeder anderen Lösung blieb sowohl die Verzweigung, als auch die Produktion von Wurzelhaaren zurück und in einer Nährlösung mit 10 pr. mille kamen häufig Seitenwurzeln wohl zur Anlage, aber nicht zu weiterer Entwicklung. Während man hier geneigt sein wird, den Erfolg wenigstens zum Theil auf die Hemmung des Wachsens durch Herabdrückung des Turgors zu schieben, liegt es nahe anzunehmen, dass in der sehr verdünnten Lösung die Wurzeln zurückblieben, weil ihnen das nöthige organische Baumaterial fehlte, indem mangelhafte Zufuhr von anorganischen Nährstoffen die Produktionsthätigkeit der Pflanze einschränkte. Doch sind die eben erwähnten Faktoren sicher nicht die einzigen, welche wirksam eingriffen, und u. a. dürften in gegebenen Fällen noch spezifische Wirkungen durch die Natur der in der Nährlösung enthaltenen Stoffe erzielt werden[4]).

Im Boden wird freilich auch der Vorrath an Nährstoffen, sowie die Concentration und Qualität der Bodenlösung einen Einfluss geltend machen, doch kommen hier eine Reihe anderer Verhältnisse mit in Betracht, und es kann in der That zur Zeit nicht bestimmt gesagt werden, welche Ursachen es herbeiführen, dass im Allgemeinen in einem an Nährstoffen reichen Boden die Wurzeln sich am reichlichsten verästeln. Dass hierfür in der That in der Existenz der anorganischen Nährstoffe eine Ursache gegeben ist, zeigen insbesondere Versuche, wie sie Nobbe[5] mit Mais und mit Klee anstellte, in denen dieselbe Bodenart theilweise ohne weitere Vorbereitung, theilweise nach Durchtränkung mit einer Nährlösung angewandt wurde. Wenn dann abwechselnde Schichten von präparirter und unpräparirter Erde in einen Topf oder Kasten gebracht waren, so verästelten sich die Wurzeln am ansehnlichsten in den an Nährstoffen reicheren Bodenlagen. Hiernach muss aber die Wirkung eine local auf die Wurzeln ausgeübte sein und kann nicht von einer durch mangelhafte Zufuhr anorganischer Nährstoffe gehemmten Produktionsthätigkeit der Pflanzen abhängen. So muss es dahin gestellt bleiben, welche Umstände in diesem Falle maassge-

1) Duhamel, Naturgeschichte der Bäume 1764, Bd. I, p. 107.

2) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 14. 3) Ebendas. 1864, Bd. 6, p. 22.

4) Siehe z. B. die Beobachtung von W. Wolff (Versuchsstat. 1864, Bd. VI, p. 218), nach welcher Wurzelspitzen in Kalisulfatlösung eine Neigung zu knollenartiger Anschwellung zeigen sollen.

5) Versuchsstat. 1862, Bd. IV, p. 217 u. 1868, Bd. 10, p. 94. — Aehnliche Versuche stellte Stohmann an (Jahresb. d. Agriculturchemie 1868—69, p. 242. — Auch Knight (Philosophical Transactions 1811, p. 211) beobachtete schon, dass Wurzeln sich reichlicher in guter Erde verästeln.

bend sind, und welche Ursachen es bedingen, dass eine Wurzel in einem Sandboden sich weniger verästelt als in fruchtbarem Erdreich[1]. In diesen Fällen kann Wassergehalt oder Contact mit den festen Erdtheilen die Ursache des beobachteten differenten Erfolges nicht gewesen sein, doch haben auch diese Faktoren einen Einfluss auf die Gestaltung der Wurzeln. Durch genügende Feuchtigkeit wird die Wurzelproduktion an den Wurzelträgern von Selaginella[2] erzielt, und vermuthlich beruht es auf ähnlicher Ursache, dass Luftwurzeln sich vielfach erst mit dem Eindringen in den Boden verästeln. Bei anhaltender Trockenheit sollen nach Unger[3] weniger verästelte Wurzeln von Landpflanzen sich mit einem reichlicheren Haarfilz überziehen. Die Bedeutung der Berührung mit einem festen Körper demonstriren unmittelbar die Wurzelhaare, welche die berührten Bodentheile oft wunderlich umwachsen, und die experimentelle Erfahrung lehrt, dass Wurzeln sich concav nach einem sie einseitig berührenden Körper hinkrümmen. (Vgl. Fig. 10.)

Erfahrungsgemäss gedeihen sehr viele Pflanzen sowohl bei Cultur in Wasser, als auch in einem Erdboden, doch ist das unter bestimmten Bedingungen entwickelte Wurzelsystem nicht immer fähig, sich neuen Verhältnissen zu accommodiren. In der That sterben, wie zuerst Sachs[4] beobachtete und andere Autoren bestätigten, der Regel nach jüngere Wurzeltheile ab, wenn das Wurzelsystem einer in Erde erwachsenen Pflanze in Wasser eingesetzt wird, doch kann eine Pflanze sich erhalten, indem neue Wurzeln im Wasser ihren Ursprung nehmen. Ebenso ist ein im Wasser erwachsenes Wurzelsystem von Bohnen, Kürbis u. s. w. nicht im Stande, nach Umsetzen in einen Erdboden sogleich normal zu funktioniren, und die Pflanzen welken, weil ihnen die genügende Menge Wasser nicht zugeführt wird. Dagegen wachsen jüngere Wurzeln von Keimpflanzen weiter, gleichviel ob sie aus Erdboden oder Sägespänen in Wasser oder aus Wasser in einen Boden gebracht werden, und hiernach ist es sehr wohl möglich, dass auch ältere Wurzeln gewisser Pflanzen bei Umsetzen sich dem neuen Medium accommodiren. Knop[5], sowie Knop und W. Wolff[6] theilen in der That solche Beobachtungen mit, nach denen Rhododendron zu den Pflanzen zählt, deren Wurzeln in Wasser leicht zur weiteren Fortbildung kommen. Lassen sich auch diese Versuche, so weit die Mittheilungen einen Einblick gestatten, nicht gerade als streng beweisend ansehen, so möchte ich doch nicht daran zweifeln, dass ohne Absterben Wurzeln einem neuen Medium accommodirt werden können. In den bisherigen negativen Experimenten liegt schon deshalb kein Gegenbeweis, weil immer ein plötzlicher Wechsel, nicht aber ein allmählicher Uebergang herbeigeführt wurde. Auch wird es für den Erfolg nicht gleich sein, ob zur Cultur eine verdünnte oder concentrirtere Lösung gewählt wird.

Gewisse morphologische und eventuell anatomische Differenzen bilden sich bei verschiedenen Culturbedingungen gewöhnlich aus, und so fehlen solche, wie aus den vergleichenden Untersuchungen Perseke's[7] hervorgeht, den in Wasser erwachsenen gegenüber den im Boden erwachsenen Wurzeln nicht. An den untersuchten Objekten fand unser Autor an den in Wasser erwachsenen Wurzeln die Zahl und Länge der Haare geringer, die Bildung von Seitenwurzeln vermindert, die Epidermis frühzeitiger durch verkorkte Rindenschicht ersetzt, alles Umstände, welche die Wasseraufnahme erschweren und begreiflich machen, warum die in Nährlösung erzogenen Pflanzen nach Einpflanzen in den Boden welken, sofern nicht die Transpiration stark gehemmt wird. An den ausgebildeten Wurzeltheilen können diese für die in Erde gebrachte Pflanze nachtheiligen Eigenschaften natürlich nicht mehr ausgeglichen werden, und die Frage ist nur, wie weit die noch bildungsfähigen Theile den neuen Verhältnissen sich accommodiren und ausgebildete Theile ohne abzusterben fortbestehen. Bei der Uebertragung von Landpflanzen in Wasser wird übrigens leicht eine Verletzung, insbesondere der mit den Bodentheilchen verwachsenen Wurzelhaare herbeigeführt und hierdurch Veranlassung zum Absterben gegeben. Dem entsprechend fand auch Sachs[8], dass in Sand erwachsene Wurzeln in Wasser lange unbeschädigt sich erhalten, wenn die Wurzeln mit möglichster Sorgfalt und ohne Entfernung der den Wurzelhaaren anhaftenden Sandkörner in Wasser eingestellt wurden.

---

1) Nach Thiel mitgetheilt in Sachs Experimentalphysiol. 1865, p. 178.
2) Pfeffer, Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg 1871, p. 97.
3) Anatomie 1855, p. 309. 4) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 13.
5) Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 96. 6) Ebenda 1865, Bd. 7, p. 345.
7) Ueber Formänderung der Wurzel in Erde und Wasser 1877, p. 45.
8) Experimentalphysiol. 1865, p. 177.

Kapitel III.

Mechanik des Gasaustausches.

§ 15. Zu den Stoffen, welche die Pflanze aus der Aussenwelt bezieht, resp. an diese abgibt, zählen auch gasförmige Körper. Denn überall, wo Sauerstoff geboten, wird dieser in lebensthätigen Zellen im Athmungsprozess verbraucht, während Kohlensäure gebildet wird, und umgekehrt wird Kohlensäure verarbeitet und Sauerstoff in Freiheit gesetzt, wenn in beleuchteten grünen Pflanzentheilen organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt wird, endlich treten auch in einzelnen Fällen Wasserstoff, Schwefelwasserstoff und einige andere Gase als Produkte des Stoffwechsels vegetabilischer Organismen auf. Wie aber von den an sich festen oder flüssigen Körpern auch entbehrliche Stoffe in die Pflanze ihren Weg finden, werden auch von gasförmigen Körpern solche aufgenommen, welche im Organismus nicht verarbeitet werden, und so ist z. B. der indifferente Stickstoff in jedem luftführenden Raume innerhalb der Pflanze zu finden.

Die unter gewöhnlichen Verhältnissen gasförmigen Körper sind in der Pflanze entweder in Gasform oder absorbirt (gelöst) vorhanden. Letzteres trifft insbesondere für die lebensthätigen turgescenten Zellen zu, in denen durchgehends Gasblasen nicht gefunden werden, während abgestorbene Zellen, Gefässe und Intercellularräume sehr gewöhnlich ganz oder theilweise mit Gas erfüllt sind. Sofern es sich um den Austausch gelöster Gase handelt, gelten durchaus die im vorigen Kapitel für gelöste Körper erörterten Principien und eines besonderen Eingehens auf die Mechanik des Austausches bedarf es nur insoweit, als dabei der gasförmige Aggregatzustand in Betracht kommt. Hier gilt denn natürlich wesentlich dasselbe für Dämpfe, von denen Wasserdampf reichlich aus den in Luft ragenden Pflanzentheilen abgegeben wird und sich in jedem luftführenden Raume innerhalb der Pflanze findet. Diese Wasserverdampfung wird indess in einem besonderen Kapitel behandelt und deshalb in Folgendem nicht weiter beachtet werden. Auf die überhaupt nur geringfügige Ausgabe der Dämpfe von aetherischen Oelen, flüchtigen Basen und anderen flüchtigen Stoffen braucht in diesem, die Mechanik des Stoffaustausches behandelnden Kapitel nicht besonders eingegangen zu werden.

Zu einer allseitig von Wasser umspülten oder in lückenlos verbundenem safterfülltem Gewebe eingeschlossenen Zelle gelangen die gasförmigen Körper überhaupt nur in gelöstem Zustand, und wie für viele einzelne Zellen, kommt auch für viele in Wasser untergetauchte niedere Pflanzenkörper ein gasförmiger Aggregatzustand nicht in Betracht. Dieses gilt indess schon nicht mehr für diejenigen submersen Pflanzen, in denen luftführende Räume sich finden, und, ausser gegen Binnenräume, können die in Luft befindlichen Pflanzentheile gasförmige Körper auch gegen die äussere Umgebung austauschen. Indess dringt in eine turgescente Zelle ein Körper nicht in Gasform ein, da schon in der imbibirten Zellhaut das anprallende Gas in Lösung übergeführt und nun wie ein gelöster Körper osmotisch in das Innere der Zelle fortbewegt wird, oder

auf diesem Wege aus der Zelle austritt, um an der freien Aussenfläche Gasform anzunehmen, in analoger Weise wie ja auch Wasser an der Oberfläche der Zelle in Dampfform übergeht. Somit ist solche Aufnahme in das Innere einer Zelle nur darin von der Zufuhr eines gelöst gebotenen Stoffes unterschieden, dass das Gas erst an der Oberfläche oder innerhalb der Zellhaut in gelösten Zustand gebracht wird.

Ein Gasaustausch der luftführenden Räume untereinander und mit der Aussenwelt ist vielfach auch nur möglich, indem die Gastheile Zellhäute oder Zellen durchwandern. Denn das innerhalb der Pflanze von communicirenden Intercellularräumen gebildete Durchlüftungssystem steht einmal in keinem offenen Verbande mit luftführenden Gefässen und Zellen und sehr gewöhnlich auch nicht mit allen, insbesondere nicht mit allen kleineren Intercellularräumen. Das Intercellularsystem communicirt ferner nur da mit der Aussenwelt, wo in Luft ragende Pflanzentheile Spaltöffnungen und Lenticellen besitzen, während bei Mangel solcher Ausführungsgänge, auch bei den in Wasser untergetauchten Pflanzen, ein Gasaustausch wieder nur durch Zellen oder mindestens durch Zellwandungen möglich ist. Durch solchen Austausch wird also aller Verkehr der in sich abgeschlossenen luftführenden Räume untereinander und vielfach auch der gesammte Verkehr mit der Aussenwelt vermittelt, ja selbst da, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, spielt doch der Durchgang von Gas durch Zellen und Zellwandungen eine mehr oder weniger hervorragende Rolle bei der Aufnahme und Ausgabe von Gasen.

Da Spaltöffnungen und Lenticellen als Poren von nur geringer Weite einen nicht allzuschnellen Gasaustausch gestatten, so können merkliche Unterschiede im Druck und noch mehr in der Zusammensetzung zwischen den in dem communicirenden Intercellularsystem vorhandenen Gasen und der Luft vorkommen. Langsamer noch als durch solche enge Poren wird ein Ausgleich durch Zellwandungen und Zellcomplexe vermittelt, und dem entsprechend stehen die in abgeschlossenen Lufträumen befindlichen Gase häufig unter einem wesentlich höheren oder geringeren Drucke, als die Gase in benachbarten Lufträumen. So ist bei transpirirenden Landpflanzen der Gasdruck in den Gefässen durchgehends wesentlich geringer, als in dem intercellularen Durchlüftungssysteme und in der Atmosphäre. In grünen, unter Wasser lebenden Pflanzen kann hingegen bei Beleuchtung das in dem Intercellularsysteme befindliche Gasgemenge, gegenüber der Atmosphäre, unter merklichen Ueberdruck gelangen. Ueberall wo ein Gasaustausch faktisch stattfindet, können natürlich Differenzen in Druck und Zusammensetzung nur dann auf die Dauer bestehen, wenn das Zustandekommen des angestrebten Gleichgewichtszustandes fortwährend durch anderweitige Prozesse gehindert wird.

Gasdurchtritt durch Zellen und Zellhäute.

§ 16. Wo immer es sich um den Austausch von Gasen durch Zellwandungen handelt, muss nicht nur deren spezifische Qualität, sondern auch weiter ins Auge gefasst werden, ob die Wandungen in einem mit Wasser imbibirten oder in einem partiell oder total ausgetrockneten Zustand sich befinden, da hierdurch die Durchlässigkeit für Gase in hohem Grade beeinflusst wird. In

der lebensthätigen Pflanze sind freilich die Wandungen zumeist mehr oder weniger von Wasser durchdrungen, und so ist denn der Gasaustausch durch imbibirte Wandungen in physiologischer Hinsicht von hervorragendster Bedeutung. Auch Cuticula und Kork sind imbibirte Wandungen, die freilich neben Wasser, sofern solches aufgenommen wird, zumeist von fettartigen und harzartigen Stoffen in mehr oder weniger hohem Grade durchtränkt sind. Für die Cuticula wenigstens ist bekannt, dass sie im trockenen und feuchten Zustand hinsichtlich des Gasdurchtrittes ähnliche Unterschiede wie nicht cuticularisirte Wandungen bietet.

Von Wasser durchdrungen sind innerhalb der Pflanze nicht allein die Wandungen turgescenter Zellen, sondern auch die Wandungen von luftführenden Gefässen und Zellen, wenn auch diese nicht immer im Zustand maximaler Sättigung sich befinden, wie bei der Behandlung der Wasserbewegung in der Pflanze gezeigt werden soll. Ebenso werden die Wandungen turgescenter Epidermiszellen, insbesondere in den äussersten Partien, nicht immer soviel Wasser enthalten, als sie im Maximum aufzunehmen vermögen, und wenn todte Zelllagen, wie z. B. in der Borke der Bäume, die peripherische Umkleidung bilden, kann thatsächlich eine ausgetrocknete Schicht vorliegen. Die Gase, welche dann durch solche trockene Wandungen allenfalls ihren Weg nehmen, bekommen indess Bedeutung für die lebensthätige Pflanze im Allgemeinen erst dann, wenn sie bis in lebendige Zelllagen vorgedrungen sind. Ebenso finden die Gase, welche in ausgetrocknete Moose, Samen, Flechten u. dergl. eindringen, in diesen keine physiologische Verwendung, da mit dem Austrocknen die Thätigkeit in den allerdings noch lebensfähigen Zellen sistirt wird.

So weit die übrigens in vielfacher Hinsicht lückenhaften Erfahrungen reichen, besteht hinsichtlich des Gasdurchganges zwischen imbibirten und trockenen Zellwandungen ein ähnlicher Unterschied, wie ihn Thierblase oder ein poröser Gypspfropf im imbibirten, resp. im trockenen Zustand darbieten. Sind diese Körper mit Wasser injicirt, so werden an diesem anprallende Gastheile ähnlich wie in einer Wasserschicht absorbirt, um nun gelöst, wie ein anderer gelöster Körper, die Wandung zu durchsetzen und dann entweder in gelöstem Zustande weiter in das Innere einer turgescenten Zelle einzudringen, oder an der anderen Seite der Wandung wieder in Gasform in einen luftführenden Raum überzutreten. Die Gase verhalten sich also in diesem Falle analog wie gelöste Körper, und dieser Modus des Austausches, welchen Graham Gasdialyse nannte, soll deshalb auch als osmotischer Austausch bezeichnet werden. Beim Durchgang durch eine ausgetrocknete Zellhaut strömen hingegen die Gastheile, in analoger Weise wie in einer Graphitplatte, in Gasform durch enge Poren, und wir nennen deshalb diesen Vorgang Filtration, sofern ein Gas in Folge einseitigen Ueberdruckes durch eine Membran gepresst wird, oder Interdiffusion, wenn ungleiche partiäre Pressung zu beiden Seiten einer Scheidewand ein Ineinanderströmen von Gasen herbeiführt.

Durchgehends scheint nun ein Gas schneller durch eine ausgetrocknete als durch eine mit Wasser imbibirte Haut sich zu bewegen, und ausserdem wird die Durchgangsfähigkeit verschiedener Gase in ungleichem Maasse durch Austrocknen, resp. Anfeuchten der Häute beeinflusst. Sind auch die über Pflanzenhäute vorliegenden Beobachtungen nicht abschliessend, so zeigen sie doch, dass,

wie auch nicht anders erwartet werden kann, ein Gas mit höherem Absorptionscoefficienten bezüglich des Durchganges durch eine mit Wasser imbibirte Membran bevorzugt ist, und demgemäss unter gleichen Bedingungen Kohlensäure schneller als Sauerstoff, dieser wieder schneller als Stickstoff diosmirt. Dagegen geht durch ausgetrocknete Häute Kohlensäure langsamer als Sauerstoff, und wenn es auch dahin gestellt bleiben muss, ob, wie bei einer Graphitplatte, die Durchgangsschnelligkeit von Gasen sowohl bei Filtration, als bei Interdiffusion im umgekehrten Verhältniss zu der Quadratwurzel aus der Dichte eines Gases steht, so können diese auch für Graphit nur annähernd richtigen Werthe doch am besten versinnlichen, welcher Art der Unterschied ist, der sich beim Durchgang von Gasen durch trockene gegenüber von Wasser durchdrungenen Häuten ergibt. Durch letztere werden Gase wohl näherungsweise im Verhältniss ihrer Absorptionscoefficienten sich bewegen.

Zunächst gilt das Gesagte für die reichlich Wasser imbibirenden Zellhäute, doch wird auch der Durchtritt von Gas durch angefeuchtete Cuticula osmotisch vermittelt, während es noch nicht genügend sichergestellt ist, in wie weit in trockener Cuticula Filtration neben Osmose Platz greift. In die Cuticula, wenigstens in die an Luft befindlichen Pflanzentheile, sind bekanntlich wachsartige, harzartige u. dergl. Stoffe in mehr oder weniger reichem Maasse infiltrirt, und wie durch eine Oelschicht oder ein mit Oel getränktes Papier osmotischer Gasdurchgang stattfindet, wird dieser Durchtritt auch in einer Zellwandung allein von Bedeutung sein, wenn dieselbe mit einem fettartigen Körper vollständig durchdrungen ist. Da aber, wie in § 10 mitgetheilt wurde, die Cuticula immer etwas, wenn auch öfters nur sehr geringe Mengen von Wasser aufnimmt, so darf man wohl vermuthen, was übrigens experimentell noch nicht festgestellt ist, dass in der trockenen Cuticula, je nachdem die Imprägnation mit wachsartigen u. dergl. Stoffen mehr oder weniger vollständig ist, auch in mehr oder weniger ansehnlichem Maasse neben dem osmotischen Durchgang die Filtration von Gasen mit in Betracht kommt. Eine solche Combination von Osmose und Filtration (resp. Interdiffusion) muss ja auch dann eintreten, wenn eine nicht cuticularisirte Zellwand nur unvollständig mit Wasser imprägnirt ist.

Wie nun durch ein Fettpapier kein Wasser, wohl aber Gase in erheblicher Menge hindurchgehen, so dürfte durch die Infiltration der Cuticula für die in Luft befindlichen Pflanzentheile erreicht sein, dass, was physiologisch wichtig ist, der Verlust von Wasser durch Verdampfung in weit höherem Grade beschränkt wird, als die Aufnahme und Ausgabe von Kohlensäure und Sauerstoff. So viel ist wenigstens gewiss, dass diese Gase durch die Cuticula von Landpflanzen in erheblichem Maasse ihren Weg finden. Doch scheinen Gase langsamer durch Cuticula, als durch nicht cuticularisirte, mit Wasser imbibirte Zellwand zu dringen. Demnach wird die Durchlässigkeit für Gase durch die Cuticularisirung mehr oder weniger herabgedrückt, indess scheint die Cuticula immerhin Gase leichter durchzulassen als Korkzellwandungen, welche im ausgebildeten Zustand für Gase mindestens wenig permeabel, wenn nicht nahezu undurchlässig sind.

Die Durchlässigkeit der Cuticula für Gase ergibt sich nicht nur aus direkten Experimenten mit abgezogenen Häuten, sondern auch aus der Erfahrung, dass mit Aufnahme oder Ausgabe von Sauerstoff und Kohlensäure verbundene Pro-

zesse in der Pflanze fortdauern, während die Gase nothwendig durch die Cuticula gehen müssen. So zersetzten u. a. Pflanzenblätter noch reichlich Kohlensäure und gaben entsprechend Sauerstoff an die Umgebung ab, als in noch zu erwähnenden Versuchen allein die spaltöffnungsfreien Blattflächen dem Gasdurchgang zu Gebote standen, und es ist nicht schwer zu constatiren, dass z. B. in den Staubfadenhaaren von Tradescantia die von Sauerstoffzufuhr abhängigen Protoplasmaströmungen fortdauern, wenn, nach Verschluss der Schnittfläche eines Haares mittelst Lack, allein durch die Cuticula der Sauerstoff in das Innere der Gliedzellen gelangen kann. Das Gedeihen in Wasser untergetauchter Algen und anderer Pflanzen demonstrirt ferner, dass durch die Cuticula in Wasser gelöste Gase in genügendem Maasse in die Pflanze gelangen. Indem man geeignete Objekte von Landpflanzen untertaucht, kann man aus der Fortdauer der Protoplasmaströmungen oder der Zersetzung von Kohlensäure constatiren, dass auch die mit wachsartigen und harzartigen Stoffen infiltrirte Cuticula Gase durchlässt, die nicht im gasförmigen Aggregatzustand, sondern in gelöster Form an sie herantreten. Uebrigens dürfte die Cuticula submerser Pflanzentheile, wie für Wasser und gelöste Stoffe, auch für Gase in höherem Grade durchlässig sein, als die infiltrirte Cuticula in Luft ragender Pflanzentheile.

Die Eigenschaften der Cuticula in Luft befindlicher Pflanzentheile bieten den Vortheil, dass bei Einschränkung der Wasserverdampfung der Durchgang von Kohlensäure und Sauerstoff in nur geringerem Grade herabgedrückt ist. Dabei kommt noch weiter in Betracht, dass den vorliegenden Untersuchungen nach durch feuchte Cuticula, wie durch mit Wasser imbibirte, nicht cuticularisirte Membranen, von den für die Pflanze namentlich in Betracht kommenden Gasen die Kohlensäure am schnellsten, der Sauerstoff aber schneller als der indifferente Stickstoff passirt. Wenn nun auch durch trockene Zellhäute unter gleichen Bedingungen in derselben Zeit eine grössere Menge jener Gase dringen dürfte als durch feuchte Häute, so ist doch immerhin durch die Eigenschaft dieser die Zufuhr von Kohlensäure und von Sauerstoff in quantitativer Hinsicht relativ begünstigt.

In den Pflanzen bieten sich je nach Umständen noch besondere Verhältnisse und Combinationen dar, welche sich indess aus den erörterten Principien unschwer ableiten lassen. So bringt es z. B. der Bau der Epidermiswandung mit sich, dass Gastheile zunächst das Cuticulahäutchen und weiterhin nur weniger oder gar nicht cuticularisirte Schichten zu durchwandern haben. Gelegentlich mögen auch die an Luft stossenden Zellwandpartien nur unvollkommen mit Wasser imbibirt sein, so dass ein Gastheilchen zunächst als solches eindringt und erst bei weiterem Vordringen in die Zellwand absorbirt wird.

Um dem Durchgang von Flüssigkeiten entsprechende Bezeichnungen zu gewinnen, wurde Osmose und Filtration, resp. Interdiffusion von Gasen unterschieden und von den Benennungen Graham's abgewichen, nach welchen der Durchgang von Gasen durch feine poröse Wand Diffusion, der Durchgang durch eine enge Oeffnung in dünner Wand Effusion und der Durchgang durch Capillarröhren Transpiration genannt wird. Bei Diffusion und Effusion Graham's, welche letztere beim Durchtritt von Gasen durch Spaltöffnungen und andere Poren in Betracht kommt, verhalten sich die Durchgangsschnelligkeiten annähernd umgekehrt wie die Quadratwurzeln aus der Dichte der resp. Gase, während bei Gastranspiration ein anderes Verhältniss eintritt und z. B. Kohlensäure schneller durch Capillarröhren

ausströmt als Sauerstoff. Uebrigens muss bezüglich dieser Verhältnisse auf physikalische Lehrbücher und die entsprechenden Originalarbeiten hingewiesen werden[1].

Ob beim Durchgang von Gasen durch imbibirte Membranen alle Gastheilchen in Lösung übergehen, muss dahin gestellt bleiben, da nach Exner[2] selbst durch Lamellen aus Seifenwasser ein grösserer Theil des Gases absorbirt wird, ein anderer Theil wie durch feine Poren sich bewegt, und nach S. v. Wroblewski[3] in Kautschuklamellen die passirenden Gase überhaupt nicht verflüssigt werden sollen. Wie dem auch sei, das in physiologischer Hinsicht wichtige Faktum ist jedenfalls experimentell festgestellt, dass durch Wasserlamellen und ebenso durch vom Wasser durchdrungene Scheidewände im Allgemeinen die Gase mit höherem Absorptionscoefficienten am schnellsten passiren. Gleiches hat Graham auch für Kautschuklamellen constatirt, welche gleichfalls Kohlensäure reichlicher als Sauerstoff und diesen schneller als Stickstoff passiren lassen.

Es kann kein Zweifel bestehen, dass beim Durchgang durch eine mit Wasser imbibirte Zellhaut, so gut wie durch eine durchfeuchtete Thierblase, die in höherem Grade absorbirbaren Gase schneller passiren, und Gleiches gilt auch nach Experimenten von N. J. C. Müller[4] für die feuchte Cuticula des Blattes von Haemanthus puniceus, oder richtiger für den Durchtritt durch die abgezogenen Epidermiszellen, von denen wohl einzelne verletzt gewesen sein mögen. Die leicht abtrennbare, spaltöffnungsfreie Epidermis der Blattoberseite legte unser Autor auf einen als Widerlage dienenden porosen Gypspfropf, welcher das Ende eines etwa 12 mm weiten Glasrohres bildete, auf dessen abgeschliffenem Rand die Oberhaut mit einer Lösung von Kautschuk in Chloroform luftdicht angekittet wurde. Während, ähnlich wie in den Versuchen Graham's über den Durchgang von Gasen, innerhalb des Glasrohres ein luftverdünnter Raum hergestellt war, befand sich die vom Gypspfropf abgewandte Seite der Membran in Contact mit den Gasen, welche auf ihre Durchgangsschnelligkeit geprüft werden sollten. Näheres über die Ausführung der Experimente ist im Original nachzusehen und auch hinsichtlich der Resultate erwähne ich nur, dass Sauerstoff ungefähr 5 mal, Kohlensäure 7 mal so schnell als Wasserstoff passirte (p. 172). Uebrigens scheint es zweifelhaft, ob nicht in diesen Experimenten der Gasdurchgang durch nur unvollkommen imbibirte Zellwände gemessen wurde, und ob nicht bei völliger Sättigung mit Wasser die Kohlensäure relativ schneller durchströmt. Nach dem Austrocknen der genannten Epidermis fand aber Müller Wasserstoff am schnellsten, Kohlensäure eher etwas schneller als Sauerstoff hindurchgehen, so dass hiernach wohl eine Combination von Filtration und Osmose bestehen dürfte.

Auch Wiesner[5] fand bei einigen Experimenten mit Fichtenholz, dass sich der Vorgang des Gasdurchtrittes, nach der Durchgangsschnelligkeit von Leuchtgas, Luft und Kohlensäure zu urtheilen, um so mehr der Filtration (dem Durchgang durch feine Poren) nähert, je weniger Imbibitionswasser in den Wandungen der Holzzellen enthalten ist. Der Durchgang von Gasen durch trockene Zellhäute und insbesondere durch Cuticula, ist indess noch keineswegs befriedigend festgestellt, und es muss dahin gestellt bleiben, woher es kommt, dass A. Barthélemy[6], wie bei osmotischem Durchgang, für Kohlensäure die schnellste Durchgangsfähigkeit fand, als er, soweit ich ersehen kann, ganze getrocknete Blätter einer weissgefleckten Begonia in ihrem Verhalten gegenüber verschiedenen Gasen prüfte. In tadelloser Weise scheinen übrigens weder diese noch frühere Experimente Barthélemy's[7]

---

1) Graham, Annal. d. Physik u. Chemie 1863, Bd. 120, p. 418. — Wüllner, Physik 1870, II. Aufl., Bd. I, p. 388. — Naumann, Allgemeine u. physikal. Chemie 1877, p. 257.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1874, Bd. 70, Abth. 2, p. 465. Gleiches fand Exner für einige Dämpfe, Wiener Anzeiger 1877, p. 28. Nach Pranghe (Beiblätter zu Annal. d. Physik 1878, II, p. 202) treffen indess die von Exner angegebenen Beziehungen für Lamellen aus Leinöl nicht zu.

3) Annal. d. Physik u. Chem. 1879, N. F. Bd. 8, p. 49.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. VII, p. 169.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 33 d. Separatabz.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 138. — Aeltere Experimente P. Gardner's (Froriep's neue Notizen aus d. Gebiete d. Natur u. Heilkunde 1846, Bd. 38, p. 321) haben keinen besonderen Werth.

7) Ebenda 1868, V sér., Bd. 9, p. 287.

angestellt zu sein, nach welchen durch frische Blätter von Solanum Dulcamara[1]), Catalpa und Magnolia die relative Durchgangsfähigkeit von Kohlensäure, Sauerstoff und Stickstoff eine ähnliche ist, wie durch trockene Begoniablätter und nicht viel von den Werthen abweicht, welche Graham[2]) für die genannten Gase bei Anwendung von Membranen aus Kautschuk fand.

Schnelligkeit des Durchganges. Nach N. J. C. Müller's Experimenten mit der abgezogenen Epidermis von Haemanthus puniceus bewegen sich Gase viel schneller durch die ausgetrocknete, als durch die frische, eben abgezogene Epidermis, welche letztere übrigens Gase nur ziemlich langsam passiren lässt, wie aus den im Original angeführten Zahlenangaben zu ersehen ist (l. c. p. 171). Da diese Zahlen zunächst keine höhere physiologische Bedeutung haben, so genügt es auf einige Fälle hinzuweisen, in welchen erhebliche Mengen von Gas Zellhäute lebendiger Zellen durchwandern. So zersetzte u. a. nach Boussingault[3]) ein Oleanderblatt von 37,2 qcm Oberfläche in 8 Stunden 17,5 ccm Kohlensäure, welche so ziemlich ganz durch die Cuticula der spaltöffnungsfreien Blattoberseite ihren Weg genommen haben musste, da die Blattunterseite durch Ueberziehen mit Talg unwegsam gemacht worden war. Aehnliche Resultate wurden auch dann erhalten (l. c. p. 362), als zwei Blätter mit Hülfe von Stärkekleister mit ihren Unterseiten aufeinander geklebt waren und nur die spaltöffnungsfreien Oberseiten Gas aufnehmen, resp. ausgeben konnten. Ferner erinnere ich u. a. an die intensive Athmung des Spadix von Aroideen, welcher nach Barthélemy keine Spaltöffnungen besitzt, und an den oft lebhaften Blasenstrom, welchen untergetauchte Wasserpflanzen aus Schnittwunden bei Beleuchtung entwickeln.

Die in physiologischer Hinsicht wichtigere Frage, ob und in wie weit Gase durch die Cuticula langsamer oder schneller, als durch imbibirte, nicht cuticularisirte Zellwandung sich bewegen, muss erst kritisch geprüft werden, und es lässt sich nur aus einigen hier nicht näher zu discutirenden Thatsachen mit Wahrscheinlichkeit ableiten, dass die für die Pflanze in Betracht kommenden Gase wenigstens durch die mit wachsartigen Stoffen imprägnirte Cuticula langsamer passiren. Die Experimente von Garreau[4]), durch welche der Durchgang von Gasen durch Cuticula constatirt wurde, geben, so wenig wie andere Experimente, auf obige Frage eine bestimmte Antwort. Auch ist, abgesehen von dem Wassergehalt, der Einfluss äusserer Einwirkungen auf die Durchgangsschnelligkeit von Gasen noch nicht näher geprüft. Nach Barthelemy[5]) soll der Gasdurchgang durch ein Blatt von Catalpa bei einer Erhöhung der Temperatur von 18° C. auf 32° C. wesentlich beschleunigt werden, doch lässt diese Angabe alle näheren Fragen über die Bedeutung der Temperatur für den Durchtritt von Gasen durch Zellhäute offen.

Korkwandungen sind jedenfalls für Gase schwer permeabel, indess lässt sich aus der Ansammlung von Luft in den austrocknenden Korkzellen entnehmen, dass Gase in diese ihren Weg finden und voraussichtlich dürften Korkwandungen für Gase, so wenig wie für Wasser, ganz undurchlässig sein. Durch Lamellen aus Flaschenkork und durch das abgezogene Periderm der Kartoffel konnte freilich Wiesner[6]), auch bei erheblichen Druckunterschieden, einen Durchtritt von Gas nicht constatiren. Der merkliche Gasdurchgang, den durch tangentiale Längsschnitte gewonnene Lamellen des Korkes der Korkeiche ergaben, muss auf feine Kanäle geschoben werden, welche durch die in radialer Richtung fortwachsenden Lenticellen gebildet werden.

---

1) Diese Blätter haben übrigens auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen nach A. Weiss, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 129.

2) Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1867, Supplementbd. V, p. 16.

3) Agronomie, Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 375. — Vgl. auch Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 141.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 343.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 287.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 4 d. Separatabz.

Spaltöffnungen und Lenticellen als Gaswege.

§ 17. Wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, haben sie auch eine mehr oder weniger hervorragende Bedeutung für den Gasaustausch, indem sie offene Ausführungsgänge der intercellularen Durchlüftungssysteme vorstellen und so ein zwar durch die Enge der Oeffnungen erschwertes, aber doch immerhin relativ leichtes Einströmen und Ausströmen von Gasen gestatten. Abgesehen von zufälligen Rissen in peripherischen Gewebeschichten, sind Spaltöffnungen und Lenticellen die einzigen sichtbaren Oeffnungen, durch welche Gase als solche sich bewegen können, doch gehen bekanntlich diese Organe und somit offene Ausführungsgänge vielen Pflanzen ab. Ohne hier auf die Verbreitung [1]) näher einzugehen sei nur bemerkt, dass die Spaltöffnungen allgemeiner nur bei Gefässpflanzen, ausserdem in beschränktem Maasse, nämlich nur an der Kapsel, bei den Laubmoosen und endlich in abweichender Gestaltung bei einer Anzahl laubiger Lebermoose [2]) gefunden werden, während Lenticellen nur an korkbildenden Pflanzentheilen vorkommen und hier an Stämmen und Aesten verbreitet sind, doch auch an Wurzeln und Blattstielen sich finden [3]).

Die Art und Weise des Vorkommens dieser Ausführungsgänge weist auch unmittelbar darauf hin, dass dieselben zu Durchlüftungszwecken bestimmt sind. Demgemäss fehlen die Spaltöffnungen den submersen Pflanzen und den normalerweise unter Wasser bleibenden Pflanzentheilen sehr gewöhnlich gänzlich, während sie an den aus dem Wasser hervortretenden Theilen so reichlich wie an Landpflanzen vorkommen. Am reichlichsten pflegen chlorophyllführende Blätter mit Spaltöffnungen versehen zu sein, und wenn ein bifacialer Bau vorliegt, ist gewöhnlich die Unterseite des Blattes in der Anzahl der Spaltöffnungen, aber auch in der Ausbildung des luftführenden Intercellularsystemes bevorzugt. Da die Lenticellen durch Auftreten von Intercellularen zwischen Gruppen von Korkzellen ihren Ursprung nehmen, so ist ihr Vorkommen an peridermbildende Zweige und Wurzeln gekettet, und sehr gewöhnlich entstehen sie an Zweigen unterhalb einer Spaltöffnung, so dass das intercellulare Luftsystem an der gleichen Stelle mit einem Ausführungsgange versehen wird, welcher durch das sonst lückenlos zusammenschliessende, und für Gase nur wenig permeable Peridermgewebe führt.

Wenn auch in den allermeisten Fällen die Spaltöffnungen einen freien Gasdurchtritt vermitteln, so sind doch auch hier und da Spaltöffnungen dieser Funktion entfremdet. So dienen die wie Spaltöffnungen entstehenden Wasserspalten der Ausscheidung von Wasser und wässriger Lösung [4]), und die an submersen Pflanzen spärlich vorkommenden Spaltöffnungen [5]) haben ihre Bedeutung als Gaswege verloren, auch ist diese Funktion aufgehoben oder mindestens sehr beschränkt für diejenigen Spaltöffnungen an Coniferenblättern, welche mit

---

1) Näheres über Bau, Vertheilung u. s. w. bei de Bary, Anatom. 1877, p. 36, und Prantl, Flora, 1872, p. 305.

2) Ueber Entstehung der Athemöffnungen der Marchantiaceen, siehe Leitgeb, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1880, Bd. 81, Abth. I, p. 40.

3) Ueber Bau und Vorkommen der Lenticellen de Bary, l. c. p. 575.

4) Siehe de Bary, Anatomie 1877, p. 54. 5) Ebenda, p. 49.

harzartigen Massen angefüllt werden [1]. Endlich sollen sich manche Spaltöffnungen, wie die an dem Perigon von Hyacinthe und Fritillaria, aber auch die auf den grünen Blättern von Aspidistra nach Czech [2]) niemals öffnen und auch manche Lenticellen bilden sicht nicht zu offenen Ausführungsgängen aus.

Spaltöffnungen und Lenticellen sind aber nicht nur in verschiedenen Entwicklungsstadien, sondern auch vielfach nach Maassgabe äusserer Verhältnisse ungleich weit geöffnet, und in manchen Fällen kann durch äussere Einwirkungen eine Schliessung erzielt werden. Jedenfalls bei den meisten, vielleicht sogar bei allen Pflanzen, deren Spaltöffnungen bezüglich der Oeffnungsweite Veränderungen fähig sind, schliessen sich die Stomata entweder schon bei leichterem oder auch erst bei weitergehendem Welken, wie dieses schon Amici beobachtete und Mohl [3] bestätigte. Unter normalen Vegetationsverhältnissen sind die Stomata mehr oder weniger weit geöffnet, verhalten sich aber bei weiterer Wasserzufuhr verschieden, indem an den in Wasser gelegten Blättern vieler Pflanzen die Spaltöffnungen sich verengen und ganz schliessen, während an anderen Pflanzen eine Erweiterung der Stomata unter gleichen Bedingungen eintritt. Aus Mohl's classischen Untersuchungen, welche durch Arbeiten Unger's [4] und N. J. C. Müller's [5] Bestätigung gefunden haben, wissen wir, dass das Schliessen der Spaltöffnungen im Wasser der gewöhnliche Fall ist und u. a. schnell bei Gräsern, doch auch bald bei der von Mohl vielfach benutzten Amaryllis formosissima erfolgt. Dagegen öffneten sich bei allen einheimischen Orchideen die Spaltöffnungen nach dem Benetzen der Blätter noch weiter und ebenso erweiterten sich bei solcher Behandlung in zwar geringerer, aber doch merklicher Weise die Stomata der Blätter von Lilium martagon, bulbiferum und candidum. Die Spaltweite ist also vom Turgescenzzustand des Blattes abhängig, und wenn z. B. ein welkes Blatt von Amaryllis formosissima in Wasser gebracht wurde, so erweiterten sich zunächst, wie Mohl fand, die zuvor geschlossenen Poren, um, nachdem die Spalten im Laufe von 5 Minuten das Maximum der Oeffnung erreicht hatten, weiterhin sich zu verengen und endlich ganz geschlossen zu werden.

Dieses ungleiche Verhalten der Spaltöffnungen verschiedener Pflanzen ergibt sich als Resultante aus dem Zusammenwirken der Veränderungen, welche mit wechselndem Turgor die Epidermiszellen und das übrige Blattgewebe sowie die Schliesszellen der Spaltöffnungen erfahren. Dabei bewirken allein die aus dem Verband mit Epidermis und übrigem Gewebe entspringenden Bestrebungen, dass nicht alle Spaltöffnungen ein gleiches Verhalten ergeben, denn die aus diesem Verband isolirten Schliesszellen zeigen sowohl bei Gräsern, als auch bei Orchideen und wie es scheint allgemein eine Erweiterung der Poren mit zunehmendem, eine Verengerung und endlich Schliessung mit abnehmendem Turgor. Mohl (l. c. p. 702) führte diesen Nachweis, indem er durch Querund Längsschnitte Epidermisstückchen gewann, an denen ausser dem Schliesszellapparat keine lebenden und ungeöffneten Zellen sich befanden, und durch

1) F. Thomas, Jahrb. f. wiss. Bot. 1865—66, Bd. 4, p. 28.
2) Bot. Ztg. 1869, p. 805.
3) Die bahnbrechende Arbeit Mohl's findet sich Bot. Ztg. 1856, p. 697.
4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. XXV, p. 468.
5) Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1872, Bd. 8, p. 75.

Einlegen der Präparate in Wasser, resp. Zuckerlösung, den Turgescenzzustand der Schliesszellen schwanken machte. In reinem Wasser waren dabei die Spalten geöffnet, während dieselben durch Zuckerlösung verengert oder geschlossen werden konnten. Welche besondere Umstände in gegebenen Fällen den Eigenbestrebungen der Schliesszellen hemmend oder unterdrückend entgegentreten, lässt sich nur für concrete Fälle in's Auge fassen und ist in solchen kaum bis in die letzten Details verfolgt. Nach den Untersuchungen Mohl's ist allerdings sicher, dass in gegebenen Fällen das beobachtete Resultat wesentlich aus den in der Epidermis sich geltend machenden Gegenwirkungen entspringt, doch macht sich in anderen Fällen auch ein aus dem Verband der Epidermis mit anderem Gewebe hervorgehender Einfluss entschieden bemerkbar. Im näheren werden übrigens verschiedene Umstände, wie Gestalt der Zellen, spezifische Dehnbarkeit der Zellwandungen, Stellung und Anheftung der Schliesszellen und andere Verhältnisse, eine mehr oder weniger hervorragende und nicht in allen Fällen gleiche Rolle spielen.

Die Veränderungen in der Spaltweite, welche insbesondere Licht, nach N. J. C. Müller auch Wärme und elektrische Entladungen hervorrufen, werden voraussichtlich durch Modifikation des Turgescenzzustandes bewirkt, den jene Agentien in Zellen zu Stande bringen. Durch Beleuchtung erfahren die Spalten aller Stomata nach Mohl eine geringere oder grössere Erweiterung, also verhalten sich die Spaltöffnungen, welche beim Einlegen der Blätter in Wasser geschlossen werden, in diesem Falle ebenso wie diejenigen, deren Poren sich bei gleicher Behandlung öffnen. Doch kann dieser Umstand nicht dagegen sprechen, dass in Turgescenzzuständen die Ursache der Bewegung liegt, da ja in diesem Falle die Veränderung des Turgors von der spezifischen Reaktionsfähigkeit der Zellen abhängt, und deshalb nicht alle Zellen in gleichem Maasse wie bei Wasserentziehung treffen muss. Nach N. J. C. Müller soll Erwärmung wie Beleuchtung wirken (l. c. p. 90), während Induktionsschläge eine Schliessung herbeiführen (l. c. p. 96).

Bei dem Einfluss, welchen der Wasservorrath in der Pflanze und die Lichtwirkung auf die Spaltöffnungen hat, muss die Spaltweite auch täglichen Schwankungen unterliegen, welche freilich bis dahin noch keinen besonderen Untersuchungen unterworfen wurden. Unter normalen Vegetationsbedingungen dürften wenigstens bei Gräsern und sich ähnlich verhaltenden Pflanzen am Tage die Spaltöffnungen am weitesten geöffnet sein, wie dieses auch schon Unger[1] an verschiedenen Pflanzen, und späterhin Czech[2] an besonnten Blättern der Hyacinthe beobachtete. Ob in der Nacht mit dem steigenden Turgor es bis zu vollkommenem Schluss gewisser Spaltöffnungen kommt, muss dahin gestellt bleiben.

Da Blätter nicht sogleich benetzt werden, so dürften Thau- und Regentropfen eine Verstopfung der Poren durch eindringendes Wasser nicht so leicht herbeiführen. Ist solche Verstopfung erzielt, so hört natürlich damit der freie Gasaustausch durch die Spaltöffnungen auf und bei der grossen Kraft, mit welcher solches Wasser capillar festgehalten wird, sind die Druckdifferenzen zwi-

1) Sitzungsberichte d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 335.
2) Bot. Ztg. 1869, p. 804.

schen der Atmosphäre und den im Intercellularsystem eingeschlossenen Gasen nicht im Stande, das Wasser aus den Spalten zu treiben.

Es ist auch kaum zweifelhaft, dass die mittlere Spaltweite der Stomata verschieden alter Blätter eine ungleiche ist, doch sind in dieser Hinsicht noch keine Untersuchungen angestellt. Dagegen ist bekannt, dass die Lenticellen vielfach durch eine unter den lockeren verkorkten Füllzellen entstehende Peridermschicht im Herbste ganz oder theilweise geschlossen werden, um im folgenden Frühjahr oder Sommer durch Auseinanderweichen der Zellen dieser Peridermlage von neuem sich zu öffnen.

Die Spaltweite begünstigt zwar in jedem Falle den Gasaustauch, doch hängt die grössere oder geringere Wegsamkeit auch von anderen Umständen ab, wie z. B. von der Länge des Porenkanales und der Lage der Spaltöffnungen. Es ist einleuchtend, dass die Einsenkung der Spaltöffnungen, insbesondere wenn ein Vorhof mit engem Ausführungsgang hinzukommt[1], die der Bewegung von Gasen und Dämpfen entgegenstehenden Widerstände steigert. Oeffnungen von nur geringer Weite sind übrigens die Stomata immer, da u. a. nach Mohl der Querdurchmesser des elliptischen Porus an den grossen Spaltöffnungen von Amaryllis formosissima im Maximum bis auf 1/28 mm sich erweitert. Indess sind auch die intercellularen Ausführungsgänge der Lenticellen immer nur von geringer Weite, doch liegen hier viele Oeffnungen auf kleinem Raume nebeneinander, und sofern die Intercellularräume einigermaassen erweitert sind, wird eine kleinere Lenticelle (der mittlere Durchmesser ist etwa 1 mm) mehr Gas passiren lassen können, als eine einzelne Spaltöffnung, obgleich in den Lenticellen hemmend auf die Gasbewegung die Länge der Kanäle wirkt, welche ein Gastheilchen zwischen den Füllzellen zu durchwandern hat. Uebrigens ist eine beliebig angebrachte Oeffnung schon deshalb nicht in gleichem Grade für den Gasaustausch geeignet, weil Spaltöffnungen und Lenticellen ihre Bedeutung durch den Zusammenhang mit dem intercellularen Luftsystem erlangen. Da letzteres nun an Lenticellen immerhin nur durch eine relativ dünne Peridermschicht von der Aussenwelt getrennt ist, so wird selbst durch geschlossene Lenticellen ein Gasaustausch verhältnissmässig leichter, als durch andere Partien der verkorkten Rinde stattfinden.

Dass die Stomata offen und Ausführungsgänge des Intercellularsystemes sind, ist eine durch mikroskopische Untersuchungen unzweifelhaft festgestellte Thatsache, welche auch durch Experimente demonstrirt werden kann. Solche Versuche, welche im Princip darauf hinauslaufen, Luft oder andere Gase durch Blätter oder beblätterte Zweige zu treiben und deren Austreten aus der Blattfläche oder aus der Schnittfläche des Blattstieles, resp. Stengels sichtbar zu machen, wurden schon von Dutrochet[3], ferner von Raffenau-Delile[4], Unger[5], Sachs[6] u. A. in verschiedenen Modifikationen ausgeführt. Ohne auf die in der Ausführung mehr oder weniger abweichenden Versuchsanstellungen der verschiedenen Forscher näher

---

1) Anatomisches bei de Bary, Anatomie 1877, p. 39.

2) Näheres bei de Bary, l. c. p. 579.

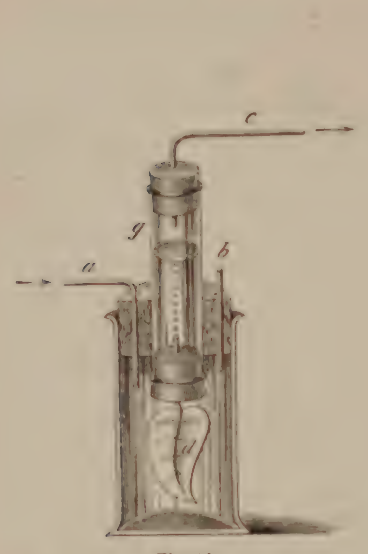
3) Annal. d. scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 248 u. Mémoires p. servir à l'histoire d. végétaux. Brüssel 1837, p. 172.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1841, II. sér., Bd. 16, p. 328.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 461.

6) Experimentalphysiol. 1865, p. 252.

einzugehen, verweise ich auf die in Fig. 14 u. 15 gegebenen Zusammenstellungen, welche die Wegsamkeit der Spaltöffnungen und die Communication der Intercellularräume in einfacher Weise veranschaulichen können. In Fig. 14 ist das Blatt *d* mit seinem Blattstiel luftdicht in den Glascylinder *g* eingesetzt, welcher zu 2/3 mit Wasser gefüllt und mit einem Pfropf geschlossen ist, der in einer Durchbohrung das Rohr *c* trägt. Wird dieses mit einer Luftpumpe in Verbindung gesetzt, so dringt nach genugendem Evacuiren dauernd ein Blasenstrom aus dem im Wasser des Cylinders befindlichen Querschnitt des Blattstieles hervor.



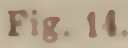

Fig. 14.



Fig. 15.

Senkt man das Blatt in einen Glascylinder (in der Figur ist derselbe im medianen Längsschnitt dargestellt), in welchen ein Strom von Kohlensäure durch das Rohr *a* zugeleitet und durch *b* abgeleitet wird, so bringen die in dem Cylinder *g* aufsteigenden Gasblasen einen reichlichen Niederschlag von Calciumcarbonat hervor, wenn Kalkwasser anstatt des reinen Wassers zur Füllung angewandt wurde. In Fig. 15 ist das Blatt in den Glascylinder *g* eingesetzt, welchem der zur Aufnahme von Wasser dienende Glascylinder *f* aufgepasst wird. Durch Eingiessen von Quecksilber in die Röhre *i* wird die im Cylinder *g* befindliche Luft comprimirt, die durch eine auf dem Quecksilber befindliche Wasserschicht feucht zu halten ist. Auch hier kann man den Cylinder *g* mit Kohlensäure und *f* mit Kalkwasser füllen. Ausserdem ist es möglich, nach dem Vorgange Höhnel's[1], den Tubus eines Mikroskopes so gegen den Querschnitt eines Blattes oder eines Stengels zu richten, dass bei Anwendung schwächerer Objektive die Stellen näher bestimmt werden können, aus welchen Gasblasen hervortreten. Namentlich auf Querschnitten dicotyler Stengel erkennt man dann unschwer, dass die Gasblasen aus Intercellularräumen der Rinde und des Markes hervordringen und entweder gar keine oder höchstens ganz vereinzelte Gasblasen aus Gefässöffnungen zum Vorschein kommen.

Umgekehrt kann man aber auch das Hervortreten von Luft aus Blättern sichtbar machen, indem man das Blatt unter Wasser hält und Luft in den Blattstiel eintreibt oder auch, wie das Unger that, über den einen Schenkel eines Glasrohres ein hohles Blatt von Allium cepa luftdicht anpasst und durch Eingiessen von Quecksilber die Luft hindurchtreibt. In diesem Falle sieht man der Regel nach grössere oder kleinere Luftblasen an einzelnen Stellen von dem Blatte sich ablösen, dessen Fläche durch eine adhärirende Luftschicht silberglänzend und gegen Benetzung gedeckt ist. Doch lässt sich mit genügend hohem Drucke durch

1) Jahrbücher f. wiss. Botanik 1879, Bd. 12, p. 52.

ein Blatt von Nelumbium speciosum ein so energischer Luftstrom jagen, dass direkt aus einzelnen grossen Spaltöffnungen ein Blasenstrom hervordringt. Treibt man in den Blattstiel der letztgenannten Pflanze Luft, während sich die Blätter in Luft befinden, so werden durch die aus den Spaltöffnungen kommenden Luftströme, wie dieses schon Raffenau-Delile fand, auf die obere Blattfläche aufgesetzte und dieser nicht adhärirende Wassertropfen hin und hergetrieben, während zugleich ein knatterndes Geräusch bemerklich wird. Wo die Spaltöffnungen und die communicirenden Intercellularräume nicht allzu eng sind, pflegt ein Druck von 5 bis 9 cm Quecksilber auszureichen, um Luft durch die Blätter, sowohl aus den Spaltöffnungen, als aus dem Blattstielquerschnitt hervorzutreiben. Dem entsprechend kann man auch, indem man den Blattstiel von Nelumbium, Nymphaea, Funkia cordata u. a., resp. die Lamina, in den Mund nimmt, Luft durch die Blätter blasen und deren Hervortreten an den unter Wasser tauchenden Theilen beobachten.

Es sind nun freilich die offenen Poren nicht der einzige Weg, auf welchem Gase passiren, indess lässt sich leicht zeigen, dass der Durchgang so erheblicher Gasmengen von der Wegsamkeit der Spaltoffnungen und naturlich auch der Intercellularräume abhängig ist. Denn wenn auch die Luft mit weit hoherem Druck in Intercellularräume eingepresst wird, so treten doch im Allgemeinen bei Mangel an Spaltoffnungen (oder anderen offenen Ausführungsgängen) keine Gasblasen hervor, und uberhaupt gehen nur relativ geringe Gasmengen auf osmotischem Wege in das umgebende Wasser über. Ferner hört der bisherige Blasenstrom auf, gleichviel ob die Luft in die Blätter oder in den Blattstiel gepresst wird, wenn die Spaltoffnungen mit Wasser injicirt werden, welches eben mit grosser Kraft in den engen Capillaren festgehalten wird. Eine solche Injektion kann man an Blättern von Funkia coerulea, Camellia u. a. schon erzielen, indem man die Blatter unter Wasser mit Fliesspapier leicht abreibt, in anderen Fallen muss die Luftpumpe zu Hülfe genommen werden. Sehr gewöhnlich reicht nun ein 2 bis 3mal so hoher Druck nicht aus, um Gas durch die Spaltoffnungen zu pressen, und Unger sah u. a. durch die entsprechend präparirten Blatter von Lysimachia und Gratiola keine Gasblasen kommen, als er die Luft mit einem Druck von 1/2 bis 3/4 Atmosphären in die Blätter trieb.

Da die Unwegsamkeit fur Gase durch capillar festgehaltenes Wasser erzielt wird, so tritt jene auch dann ein, wenn nachweislich die Spaltoffnungen unter Wasser nicht geschlossen sind, und auch bei denjenigen Pflanzen, deren Stomata sich bei Wasserzufuhr erweitern. Das Offenbleiben von Spaltoffnungen unter Wasser bewies schon Dutrochet[1], indem er Blätter von Ilex aquifolium und Prunus laurocerasus unter Wasser legte und das Gefäss unter die Glocke einer Luftpumpe brachte. Beim Zulassen der Luft zeigte die Farbenänderung der Blätter an, dass sie von den Spaltoffnungen und den Intercellularräumen aus mit Wasser injicirt wurden. Auch lasst sich, wie dieses Sachs that[2], das Offensein mit Wasser injicirter Spaltoffnungen daraus erkennen, dass schon ein Saugen mit dem Munde an dem Blattstiel von Arum maculatum, Rumex sapientium, Primula sinensis u. a. ausreicht, um an den untergetauchten Blättern Wasser in die Intercellularraume zu fordern, dessen Vordringen die Farbenänderung des Blattes sogleich anzeigt.

Bei der geringen Weite der Stomata wird Wasser naturlich mit erheblicher Kraft festgehalten, da z. B. ein in einer Capillarspitze von 0,01 mm sitzender und beiderseitig an Luft grenzender Wasserfaden erst dann herausgetrieben werden würde, wenn auf einer Seite die Luft eine Compression entsprechend dem Drucke einer Wassersäule von mehr als 3 m (22 cm Quecksilber) erführe[3]. Da die Gestalt der Spaltoffnungen variabel und vermuthlich auch bei hohem einseitigen Druck gewisser Variationen fähig ist, kann dieser und mannigfacher anderer Gründe halber die zum Durchtreiben von Gas durch injicirte Spaltöffnungen nöthige Druckkraft keinen Maassstab für die Grösse der Porenöffnung geben. Auch bei geöffneten Spalten ist zu beachten, dass mit steigendem einseitigen Luftdruck möglicherweise die Spaltweite variirt. Welcher Antheil veränderter Spaltweite und Verstopfung mit Wasser zufällt, ist u. a. nicht bei Experimenten von N. J. C. Müller[4] zu sagen, in welchen durch abgezogene Epidermis von Scilla peruviana, Agave americana u. a. Luft gepresst, und

1) Mémoires 1837, p. 172.
2) Experimentalphysiologie 1865, p. 258. Anderweitige Experimente bei Unger, l. c.
3) Siehe Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 366.
4) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. VII, p. 161.

mit der Zeit durchgehends eine Zunahme des Druckes beobachtet wurde, welcher nothig war, um Gasblasen in dem auf der anderen Seite dem Präparate angrenzenden Wasser aufsteigen zu sehen. Da ubrigens auch die Epidermis der Blatter von Orchis latifolia, deren Stomata sich mit steigender Turgescenz erweitern, ein ähnliches Resultat ergab, so ist wohl anzunehmen, dass ein Eindringen des von einer Seite angrenzenden Wassers in die Spaltöffnungen wenigstens eine wesentliche Rolle in dem Resultate mitspielte. Ohne weiter auf die Ausfuhrung der Experimente einzugehen, sei nur bemerkt, dass in einem Falle gleich nach dem Abziehen ein Quecksilberdruck von 45 mm, nach zwei Stunden aber von 110 mm nöthig war, um Gasblasen durch die Epidermis von Scilla peruviana zu treiben, deren cuticularisirte Oberflache an Wasser grenzte. Im Maximum war zu solchem Durchpressen ein Quecksilberdruck von 222 mm in einem anderen Versuche mit derselben Pflanze nothig, in welchem die Innenseite der abgezogenen Oberhaut gegen Wasser, die Cuticula gegen die zusammengepresste Luft gerichtet war.

Welche Ursachen es mit sich bringen, dass in den Muller'schen Experimenten der zum Durchpressen von Gas nothige Druck verschieden ausfallt, je nachdem die abgezogene Epidermis mit der cuticularisirten Aussenseite oder mit der Innenseite an das Wasser stosst, ist noch nicht ermittelt. Ferner ist noch unentschieden, ob uberhaupt und welche Unterschiede fur die Gasbewegung sich ergeben, wenn in Folge entsprechender Druckdifferenzen ein Gasstrom aus der Pflanze in die Atmosphare oder in umgekehrter Richtung angestrebt wird. Barthélemy[1] suchte freilich durch Experimente mit Blattern von Ranunculus ficaria, Prunus laurocerasus, Nymphaea alba zu erweisen, dass im ersteren Falle die Spaltoffnungen offen sind, während sie sich schliessen, wenn die Luft in den Intercellularen unter geringerem Druck steht als die Atmosphare. Dass dieses nicht allgemein richtig sein kann, lassen mittelst der in Fig. 14 und 15 abgebildeten Apparate ausgefuhrte Experimente leicht erkennen[2].

Wie nicht anders zu erwarten, fand N. J. C. Muller[3] den Gasstrom beschleunigt, wenn die Spaltoffnungen möglichst geoffnet wurden und umgekehrt. Die Oeffnung wurde durch Licht, die Verengung durch Induktionsschläge in diesen Versuchen erzielt. Entsprechend der Bewegung durch eine feine Oeffnung fand Wiesner l. c. p. 34 fur die Durchgangsschnelligkeit von Luft, Kohlensaure und einem mit Luft gemengten Leuchtgas durch die Epidermis von Agave americana Verhaltnisszahlen, welche den von der Theorie fur derartigen Durchgang (Graham's Effusion) geforderten entsprechen.

Lenticellen. Die Wegsamkeit der Lenticellen fur Gase ist in analoger Weise zu constatiren wie die Wegsamkeit der Spaltoffnungen. Durch einen Quecksilberdruck von 5 bis 20 cm lässt sich im Allgemeinen durch offene Lenticellen Luft pressen, welche ähnlich wie aus Spaltoffnungen hervortritt[4]. Es ist schon fruher erwahnt, dass vielfach die Lenticellen im Winter geschlossen erscheinen. Nach den Beobachtungen Stahl's kommt die herbstliche Schliessung zumeist nach dem Laubfall zu Stande, und die Wiederoffnung tritt nach Haberlandt erst nach voller Belaubung oder auch nach der Bluthezeit ein. Auch bei Pflanzen, deren Lenticellen im Winter geschlossen erscheinen, konnte Stahl ofters schon bei einem Quecksilberdruck von 5—6 cm, bei Sambucus nigra, Lonicera tatarica und Gingko biloba sogar bei noch etwas schwacherem Drucke eine geringe Ansammlung von Luftblasen uber den Rindenporen beobachten. Es muss dahin gestellt bleiben, ob hier die Luft durch die Wandungen der Korkzellen ihren Weg nimmt, und die geringe Mächtigkeit der geschlossenen Peridermschicht das Hervortreten an diesen bestimmten Stellen begunstigt, oder ob der mikroskopischen Beobachtung entgangene kleine Intercellularräume hier und da zwischen den Korkzellen sich finden. Eine Existenz solcher Intercellularen haben auch Eder[5], Costerus[6] und Wiesner[7] nicht nachgewiesen, welche allein auf Grund der Durchpressung

1) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 150.
2) Vgl. auch Wiesner, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, p. 38 d. Separatabzugs.
3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 103.
4) Stahl, Bot. Ztg. 1873, p. 613. G. Haberlandt, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72 (Sitzung vom 15. Juli).
5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, p. 268.
6) Botanischer Jahresb. 1875, p. 390.
7) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 9, d. Separatabzugs.

von Luft ein Offensein der Lenticellen mancher Pflanzen während des Winters annahmen. Eder experimentirte mit verschiedenen Pflanzen, Costerus benutzte Ampelopsis hederacea und Sambucus nigra, welche letztere Pflanze auch Wiesner zu seinen Versuchen wählte.

Mechanismus der Spaltöffnungen. Es ist bereits mitgetheilt, dass die isolirten Spaltöffnungen sich sämmtlich mit steigendem Turgor öffnen, und Beeinflussungen durch andere Zellen es zu Wege bringen, dass die Mehrzahl der Spaltöffnungen beim Einlegen der Pflanzentheile in Wasser sich schliesst[1]. Wenn nun dieses Resultat auch wesentlich durch die antagonistischen Wirkungen der Epidermiszellen zu Wege kommt, so geht doch aus Mohl's Beobachtungen hervor, dass in gegebenen Fällen der Verband mit dem übrigen Blattgewebe von Bedeutung ist. Denn nach Abziehen der Epidermis der Blätter von Lilium martagon und bulbiferum erweiterten sich die Spalten ansehnlich, während sie vor dieser Isolirung an den in Wasser liegenden Blättern nur mässig geöffnet waren (Mohl l. c. p. 703 u. 717). Welche einzelnen Umstände im gegebenen Falle zusammenwirken, ist keineswegs genügend erklärt, doch lehrt der bei gewissen Pflanzen entgegengesetzte Erfolg, dass mindestens in quantitativer Hinsicht ungleiche Verhältnisse in Betracht kommen.

Zum Verständniss des Schliessungs- und Oeffnungsmechanismus gehört in erster Linie auch eine genaue Kenntniss der Dimensionsänderungen in den einzelnen Theilen des Spaltöffnungsapparates. Während nun nach Mohl (l. c. p. 718) bei Amaryllis und vielleicht in noch hoherem Grade bei Gräsern der Querdurchmesser (die Achse, welche in Flächenansicht jede Schliesszelle halbirt) der Spaltoffnungen sich verbreitert, wenn die Spalte sich erweitert, trifft dieses bei sehr vielen Pflanzen nicht zu, bei denen überhaupt der äussere Umriss der Spaltöffnungen sich nicht oder doch nur wenig ändert, während die Stomata sich offnen und schliessen. In diesem Falle wird das Oeffnen bewerkstelligt, indem jede der beiden Schliesszellen in Richtung der besagten Querachse ihren Durchmesser vermindert und umgekehrt vergrossert, wenn es sich um Verkleinerung der Spalte handelt. Da nun die Schliesszellen der Spaltoffnungen auf den Blattern von Amaryllis formosissima in gleichem Sinne, wenn auch in geringerem Grade, ihren Durchmesser ändern, so ist hier die so erzielte Erweiterung der Spalte, im Vereine mit Zunahme des Querdurchmessers der Spaltöffnung, bei der Oeffnung der Spalte im Spiele. Während der Dimensionsänderungen des Spaltendurchganges variirt nach den Beobachtungen Mohl's (l. c. p. 719), welche durch N. J. C. Muller[2] bestatigt wurden, der Durchmesser des Vorhofes nur wenig oder gar nicht (bei Gymnadenia conopsea fand Mohl eine gewisse Verengerung beim Schliessen des Spaltendurchganges). Der Hinterhof erweitert und verengert sich bei Haemanthus puniceus nach N. J. C. Müller (l. c. p. 92) in gleichem Sinne wie die Spalte zwischen den Schliesszellen, doch ist es unbekannt, ob solches allgemein zutrifft.

Obige Thatsachen reichen indess zur vollen Einsicht in den Mechanismus der Spaltöffnungen nicht aus. Fassen wir den Fall ins Auge, dass der äussere Umriss der Schliesszellen (von der Fläche gesehen) unverändert bleibt, und nehmen wir an, was nicht nothwendig sein muss, dass die Epidermiszellen eine unverrückbare Widerlage für den Schliesszellapparat bilden, beachten wir ferner, dass mit steigendem Turgor eher eine Zunahme als eine Abnahme des Volumens der Schliesszellen zu erwarten ist, so wird die Höhe der Schliesszellen (der Durchmesser senkrecht gegen die Blattfläche) zunehmen müssen, wenn die Spalte sich bei Wasserzufuhr öffnet, und abnehmen müssen, wenn unter dieser Bedingung deren Schliessung erfolgt. Auch Mohl nimmt solche Dimensionsänderung, wenigstens eine Höhenzunahme in den Schliesszellen an, doch ist ein Beweis für diesen Vorgang bis dahin nicht geliefert. So fehlt denn thatsächlich die Basis, um beurtheilen zu können, wie und warum zunehmender Turgor gerade entgegengesetzte Erfolge in dem Schliesszellapparat gewisser Pflanzen erzielt, und eine ganz bestimmte Alternative lässt sich nicht stellen, da solches durch verschiedene Umstände erreichbar ist. Ich erinnere z. B. daran, dass ein mit dem hydrostatischen Druck zunehmendes Abrundungsstreben, welches auch Mohl ins Auge fasste, die Spalte sowohl erweitern als verengen kann, je nachdem der Querdurchmesser einer Schliesszelle geringer oder ansehnlicher als deren Höhe ist, dass ferner aber auch ungleiche Dehnbarkeit der Zellwandung gleiches zu Stande bringen könnte. Bei sol-

1) Die grossen Spaltöffnungen auf dem Blatte von Kaulfussia scheinen nach de Bary (Anatomie p. 96) überhaupt keiner Veränderungen der Spaltweite fähig zu sein.

2) Jahrbücher f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 85 u. 89.

cher Sachlage kann es nicht Aufgabe sein darzulegen, was alles möglich ist, wenn beim Oeffnen der Spalten die Schliesszellen einen gleichen äusseren Umfang bewahren oder an Umfang zunehmen. Bei den Amaryllideen, wo letzteres zutrifft, werden nach N. J. C. Müller beim Oeffnen der Spalte die Schliesszellen in das Lumen der angrenzenden Epidermiszelle stark convex vorgewölbt. — Als Ursache der in den Schliesszellen selbst angestrebten und der an einem Pflanzengliede faktisch erreichten Variationen der Spaltweite hat, wie früher mitgetheilt, Mohl den Turgor erkannt, und es ist hier nur noch nachzutragen, dass nach N. J. C. Müller (l. c. p. 80) die Schliesszellen durchgehends einen höheren Turgor als die angrenzenden Epidermiszellen besitzen. Festgestellt durch Contraction mit Glycerin- und Zuckerlösungen verschiedener Concentration.)

Die Variationen der Spaltweite durch Beleuchtung werden wohl zweifellos durch Turgescenzänderungen erzielt, welche Lichtstrahlen innerhalb der Zellen hervorrufen. Streng erwiesen ist dieses freilich noch nicht, und so ist es auch noch ganz unbekannt, in welchem Sinne der Turgor schwankt, und ob die Schliesszellen in demselben oder in anderem Maasse als die Epidermiszellen durch Beleuchtung beeinflusst werden. Nach Beobachtungen Mohl's schafft längere Beleuchtung allmählich in den Zellen Zustände, welche das Offensein der Spalte begünstigen. Die Spaltöffnungen an den Blättern von Lilium bulbiferum öffneten sich sehr wenig, als die Blätter des Morgens in Wasser gebracht wurden, während die Schliesszellen bis auf 1/377 bis 1/280 Linie auseinanderwichen, als die Blätter bis 4 Uhr Nachmittags insolirt worden waren. Die Spaltöffnungen von Amaryllis und von Gräsern schliessen sich nach längerer Beleuchtung zwar immer noch an den unter Wasser gebrachten Blättern, doch langsamer als nach kurzer Beleuchtung. So fand Mohl an Blättern von Zea Mais, welche von 10 Morgens bis 2 Nachmittags der Sonne ausgesetzt gewesen waren, die Spalten nach Einlegen der Blätter in Wasser bald geschlossen, während dieselben theilweise noch nach 3/4 Stunden geöffnet waren, als die bis 4 Uhr Nachmittags insolirten Blätter in Wasser gebracht wurden. Die Spalten selbst waren übrigens durch die um 2 Stunden verlängerte Besonnung nicht weiter geöffnet worden (Mohl, l. c. p. 716). — Eine Verdunklung soll nach Czech[1], ziemlich schnell eine Schliessung herbeiführen. Die Spaltöffnungen der Blätter einer besonnten Hyacinthe fand unser Autor Nachmittags 3 Uhr auf mittlere Weite geöffnet, und als nun die Pflanze in einen dunklen Schrank gestellt wurde, waren die Spalten bald ganz geschlossen.

Welche Wirkungen das Licht in den Zellen zunächst ausübt, ist noch unbekannt, doch darf man wohl mit Sicherheit annehmen, dass nicht einfach, wie Mohl vermuthete, die allmähliche Anhäufung von assimilirter Substanz in den Schliesszellen die Ursache des beschriebenen Verhaltens der Spaltöffnungen ist. Offenbar handelt es sich um ähnliche Vorgänge wie in den täglichen periodischen Blattbewegungen.

Die Gaswege in der Pflanze.

§ 18. Einleitend ist schon im Allgemeinen gekennzeichnet worden, wie und warum in jeder lebensthätigen Pflanze osmotischer Austausch von Gasen nöthig ist, während nicht in allen Pflanzen Körper in Gasform vorkommen, und auch da, wo luftführende Räume sich finden, doch nicht immer, nämlich nur dann Körper in Gasform in das Innere der Pflanze gelangen, wenn Spaltöffnungen oder Lenticellen als offene Ausführungsgänge gegeben sind. In anderen Fällen müssen gasförmige Körper der Regel nach durch imbibirte Membranen, also osmotisch passiren, und auf diese Weise wird auch der Verkehr zwischen den nicht in offener Communication stehenden luftführenden Räumen innerhalb der Pflanze vermittelt. Wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden, sind diese für den Gasaustausch mit der Aussenwelt von Bedeutung, doch findet stets auch Austausch durch Zellen und Zellwände statt, welche den Pflanzenkörper gegen die Atmosphäre abgrenzen. Je nach den Eigenschaften der

1) Bot. Ztg. 1869, p. 805.

Pflanzenglieder, sowie auch nach äusseren und inneren Beeinflussungen wird der Antheil ungleich ausfallen, den freier Durchgang und Osmose an Aufnahme, resp. Ausgabe eines Gases haben. Ein relativ um so grösserer Theil der aufzunehmenden oder abzugebenden Gase und Dämpfe wird natürlich durch Spaltöffnungen, resp. Lenticellen seinen Weg nehmen, je schwieriger für jene Cuticular- resp. Peridermschichten permeabel sind. Zudem wird ein bestimmtes Verhältniss schon deshalb nicht eingehalten, weil die Ausführungsgänge unter verschiedenen Bedingungen ungleich weit geöffnet, und ferner auch Cuticula und Kork nicht unveränderlich sind. Ausserdem begünstigen die verschiedensten Umstände entweder den osmotischen oder den freien Gasdurchgang. Ich erinnere hier z. B. daran, dass durch Druckdifferenzen erzeugte Massenströmungen insbesondere der Gasbewegung durch offene Ausführungsgänge zu Gute kommen, dass ferner die Weite der Intercellularen und die Ausbreitung des communicirenden Intercellularsystemes für den Modus des Gasaustausches sehr in Betracht kommen muss.

Die Kenntniss des anatomischen Aufbaues und des Mediums, in welchem ein Pflanzentheil sich befindet, lässt zunächst im Allgemeinen durchschauen, ob neben dem osmotischen auch freier Gasdurchgang mit in Betracht kommt, indess kann es unsere Aufgabe hier nicht sein, concrete Fälle in dieser Hinsicht im Näheren zu beleuchten. Doch sei darauf hingewiesen, wie nicht wenige Pflanzen zeitweise submers sind, welche weiterhin Theile ihres Körpers über das Niveau des Wassers erheben und demonstriren, dass der osmotische Austausch unter Umständen auch da ausreichen kann, wo normalerweise Spaltöffnungen als Wege für den Gasdurchtritt mit funktioniren. Bei osmotischem Austausch ist im Allgemeinen die Kohlensäure gegenüber dem Sauerstoff und Stickstoff im Vortheil, und wenn solches für die Versorgung der assimilirenden Pflanzen mit der in Luft und Wasser nur relativ spärlich vorhandenen Kohlensäure wohl sicher von Bedeutung ist, so mögen doch hierbei auch die Spaltöffnungen eine hervorragende Rolle spielen, da dieselben an grünen Pflanzentheilen am reichlichsten auftreten[1]).

Von luftführenden Räumen sind es besonders die communicirenden Intercellularen, in welchen Körper im gasförmigen Aggregatzustande auf weite Strecken innerhalb der Pflanze sich fortbewegen können. Aus diesem, wie aus jedem andern luftführenden Raume, nehmen dann turgescente Zellen in analoger Weise Gase auf, wie direkt aus der Atmosphäre, und die Dampfsättigung der eingeschlossenen Luftarten gestattet, dass ohne Nachtheil für die Pflanze nicht cuticularisirte und deshalb für gelöste Körper leichter permeable Zellwände an die Lufträume stossen können. Nicht alle, insbesondere nicht alle kleineren Intercellularräume sind in das communicirende Luftsystem eingeschlossen, und der Austausch dieser untereinander, sowie der Austausch von

---

1) Das Zusammenwirken von Gasaustausch durch offene Ausführungsgänge und durch Zellhäute ist wohl zuerst von Dutrochet (Annal. d. scienc. naturell. 1832, Bd. 25, p. 242) im Allgemeinen richtig aufgefasst worden, weiterhin hat dann Garreau in mehrfachen Arbeiten eine richtige Darstellung gegeben. — Mergel's Annahme (Compt. rendus 1877, Bd. 84, p. 376), dass Gase wesentlich nur durch Spaltöffnungen in die Pflanze gelangen, und Barthélemy's gegentheilige Behauptung (ebenda p. 663), dass die Rolle der Spaltöffnungen beim Gasaustausch eine nur untergeordnete sei, bedürfen keiner besondern Kritik.

Gasen mit Gefässen und luftführenden Zellen wird osmotisch vermittelt. Dabei müssen sehr gewöhnlich Zellen durchwandert werden, da zumeist die Gefässe nicht direkt an einen Intercellularraum grenzen[1]).

Sind luftführende Räume vorhanden, so funktioniren dieselben auch beim Gaswechsel in der Pflanze, doch ist im Verhältniss zum osmotischen Austausch ihre Bedeutung in quantitativer Hinsicht, so gut wie bei den Spaltöffnungen, nach anatomischem Bau und nach vielfachen anderen Verhältnissen variabel[2]). Offenbar ist die luftförmige Zufuhr und Abfuhr von Gasen um so werthvoller für Pflanzenglieder und Zellcomplexe, je schwieriger auf andere Weise ihr Bedürfniss nach Gasen befriedigt werden kann, und in dieser Hinsicht mag die mächtige Entwicklung des Intercellularsystemes bei Nymphaea, Typha, Equisetum, überhaupt bei Pflanzen, deren Rhizome oder Wurzeln unter Wasser vegetiren, eine höhere Bedeutung haben. Uebrigens kommen bei den Wasserpflanzen die grossen luftführenden Intercellularräume als ein Mittel zur Verminderung des spezifischen Gewichtes in Betracht.

Gasblasen sind in turgescenten Zellen noch niemals und überhaupt bis dahin nur im Körper einiger Protozoen beobachtet worden[3]. Hinsichtlich Verbreitung und Gestaltung luftführender Räume muss auf anatomische Handbücher verwiesen werden. Ueber das, wie schon der Augenschein lehrt, sehr ungleiche Volumen, welches luftführenden Räumen zufällt, hat Unger[4] eine Reihe von Bestimmungen ausgeführt, in welchen der Maximalwerth mit 71,3 Volumprocent für die schwimmende Pistia texensis, der Minimalwerth mit 3,5 Volumprocent für die fleischige Begonia hydrocotylifolia gefunden wurde. Das Intercellularsystem ist im Allgemeinen dauernd luftführend, dagegen sammelt sich in den Gefässen, auch in Intercellularen, während Blutungsdruck in den Pflanzen besteht, vielfach Flüssigkeit an, so dass deren Inhalt durch Luftblasen gebildet wird, welche durch capillar festgehaltene Wassersäulchen getrennt sind[5]. In diesem Zustand, welchen einzelne Gefässe auch noch in beblätterten und transpirirenden Pflanzen bieten können, ist natürlich die Wegsamkeit für Gase aufgehoben, und dem entsprechend konnte auch Dalimier[6], durch sehr safterfülltes Holz keine Luft bei mässigem Drucke treiben.

Die Existenz eines communicirenden Intercellularsystems in Pflanzen lehren schon mikroskopische Beobachtungen, durch welche bereits Amici[7] zu dem Schlusse kam, dass die Gefässe nicht in offener Verbindung mit dem Intercellularsystem stehen. Ebenso sind die gehoften Tüpfel an den Tracheiden des Coniferenholzes durch Sanio mikroskopisch, sowie durch Hartig und Sachs[8] mit Hülfe von Injektionsversuchen als geschlossen erkannt und somit stellen auch die Tracheiden kein communicirendes Luftsystem dar. Die Communication der Intercellularräume ergiebt sich auch beim Durchtreiben von Luft, Experi-

---

1) Höhnel, Bot. Ztg. 1879, p. 544, vgl. auch de Bary, Anatomie 1877, p. 388.

2) Einige Experimente für concrete Fälle sind angestellt von Wiesner (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1879, Bd. 79, Abth. I, p. 10 ff. d. Septzgs.)

3) Engelmann in Handbuch d. Physiol. v. Hermann 1879, Bd. I, p. 348, u. Zoolog. Anzeiger 1878, p. 152.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1854, Bd. 12, p. 367. — Bestimmungen für lebendes Tannenholz Sachs, Porosität des Holzes, 1877, p. 10.

5) Ueber dieses früher vielfach behandelte Thema vgl. Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 115, und Unger, Anatomie 1855, p. 319; Hofmeister, Flora 1862, p. 108. — Ferner Böhm, Bot. Ztg. 1879, p. 255, u. Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 121.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 203.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1824, Bd. 2, p. 241.

8) Ueber die Porosität des Holzes, 1877, p. 4. Separatabz. aus den Verhandl. d. physikal.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. — Das verhältnissmässig leichte Durchpressen von Luftblasen an der Grenze von Herbst- und Frühlingsholz, welches Sachs (l. c. p. 5) beobachtete, soll nach Höhnel (Bot. Ztg. 1879, 331) durch gefässartige Tracheidenstränge bedingt sein.

mente, welche mit den Fig. 14 u. 15 (p. 96) abgebildeten Apparaten ausgeführt werden können. Bei Anwendung der in Fig. 15 vorgeführten Zusammenstellung kann man, indem man nach dem Vorgange Höhnel's den Querschnitt mikroskopisch beobachtet, feststellen, dass bei mässigem Quecksilberdrucke Luftblasen so gut wie ausschliesslich aus den Intercellularräumen kommen. Dieses findet man auch dann, wenn anstatt des Blattes ein mit Lenticellen versehenes Zweigstück eingesetzt wird, dessen in das Gefäss *g* ragende Schnittfläche luftdicht verschlossen ist, während ohne solchen Schluss die Luft massenhaft aus den Holzgefässen austritt, welche auch so als sehr lange Luftröhren erkannt werden können[1].

Während frühere Autoren bei derartigen Versuchen das Hervortreten von Luft aus Intercellularräumen und Gefässen öfters nicht streng auseinanderhielten, geschah dieses unter Zuhülfenahme mikroskopischer Beobachtung von Höhnel[2], dessen experimentelle Erfahrungen mit den bekannten Thatsachen über die Separation der luftführenden Systeme in vollkommenem Einklang stehen. Der Umstand, dass bei Verwendung von lenticellenführenden Zweigen, deren im Luftgefäss befindliche Schnittfläche verschlossen, nur ganz vereinzelte Gasblasen aus den Gefässöffnungen kommen, zeigt, dass der osmotische Durchgang von Gasen aus dem Intercellularsystem zu den Gefässen nur sehr langsam von statten geht. Selbst bei Anwendung eines Quecksilberdruckes von 60 und mehr Centimeter kam immer nur wenig Luft aus den Gefässöffnungen. Hiernach ist es denn auch verständlich, warum in der Pflanze erhebliche Druckunterschiede im Gefäss- und Intercellularsystem bestehen können. — Ob für die Fortbewegung von Gasen in luftführenden Systemen bezüglich der Bewegungsschnelligkeit verschiedener Gase ein ähnliches Verhältniss besteht, wie es Graham bei Anwendung von Glascapillaren fand, lässt sich nicht ohne Weiteres behaupten, entscheidende Experimente fehlen aber, da Versuche von Barthélemy[3] nicht ausreichen.

Druck- und Bewegungszustände in der Pflanze vorhandener Gase.

§ 19. Die in den luftführenden Räumen eingeschlossenen Gase sind in lebensthätigen Pflanzen, was Zusammensetzung und Druckverhältnisse anbelangt, zumeist und oft in erheblichem Grade verschieden, da der Ausgleich des dauernd gestörten Gleichgewichts immer eine gewisse Zeit erfordert und in vielen Fällen nur sehr langsam von statten geht. Wie aus den vorigen Capiteln zu ersehen, werden im Allgemeinen Druckunterschiede nur da schneller verschwinden, wo offene und nicht zu enge Ausführungsgänge eine Verbindung mit der Umgebung herstellen. In diesem Falle scheint, so weit bekannt, auch die Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase verhältnissmässig am wenigsten von der Zusammensetzung der Luft abzuweichen, voraussichtlich indem immer Massenströmungen die Interdiffusion unterstützen, welche für sich allein sicherlich nur langsamer den Austausch bewerkstelligen würde. Uebrigens muss in einzelnen Theilen des oft nur mit engen Oeffnungen communicirenden Intercellularsystemes gleichfalls ein Unterschied in Druck und Zusammensetzung der Gase sich erhalten können, und wenn dieses bisher, hinsichtlich des Druckes wenigstens, nicht schlagend gezeigt ist, so ist doch für einzelne Fälle eine verschiedene Zusammensetzung der in Wurzeln (oder Wurzelstöcken), Stengeln und Blättern eingeschlossenen Luft festgestellt. So weit unsere Erfahrungen reichen, kommen die grössten Abweichungen in Druck

---

1) Derartige Experimente wurden schon ausgeführt von Hales, Statik der Gewächse 1748, p. 91 u. Taf. VII, Fig. 32.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 49 ff. — In dieser Arbeit ist weitere Literatur und Näheres über die Experimente nachzusehen.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 162.

und Zusammensetzungen da zu Stande, wo die Lufträume allseitig geschlossen sind, und insbesondere sind für die Gefässluft transpirirender Pflanzen, gegenüber der atmosphärischen Pressung, grosse Abweichungen im negativen Sinne constatirt worden.

Mannigfache Ursachen zielen dahin, Druck und Zusammensetzung der in der Pflanze eingeschlossenen Gase zu verändern, und mit Variation äusserer Verhältnisse wird auch öfters der Erfolg modificirt. Allgemein kommt bei lebensthätigen Pflanzen die Bildung von Kohlensäure und der Verbrauch von Sauerstoff im Athmungsprozess in Betracht, und in grünen beleuchteten Pflanzen vereint sich damit der umgekehrte und gewöhnlich quantitativ ausgiebigere Gaswechsel. Mit abweichender Zusammensetzung der Gase ist ferner eine Ursache der Gasbewegung gegeben, und Druckzustände können entstehen, wie z. B. ja auch ein dünnwandiger Kautschuckballon anschwillt, wenn er mit Kohlensäure gefüllt in Luft kommt, und umgekehrt zusammenfällt, wenn sich Luft im Innern und Kohlensäure ausserhalb des Ballons befindet. Wie aber abweichende Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase zu Gasbewegungen und Druckdifferenzen führen, erzeugen umgekehrt auch Druckdifferenzen Gasbewegungen, welche wieder Einfluss auf die Zusammensetzung der Gase haben können. Denn verschiedene Gasarten passiren ja ungleich schnell, sowohl wenn sie durch imbibirte Wandungen, als auch dann, wenn sie durch sichtbare oder unsichtbare Poren ihren Weg zu nehmen oder capillare Räume auf längere Strecken zu durchlaufen haben.

Druckunterschiede und Gasbewegungen kommen aber in mannigfacher Art durch innere Ursachen und äussere Eingriffe zu Stande. In solchem Sinne sind unvermeidlich Beugungen und Erschütterungen der Pflanzen, sowie Schwankungen der Temperatur und des Luftdruckes wirksam, und diese, wie andere Faktoren, kommen nicht nur in direkter, sondern auch mehrfach in indirekter Weise in Betracht. Denn auch die nach äusseren Verhältnissen veränderliche Absorption der Gase, sowie die Veränderungen in der Athmungsthätigkeit, im Wachsen, in Gewebespannung und andere Umstände müssen sich mehr oder weniger in Druck- und Bewegungszuständen der Gase geltend machen. Auch erzeugen Beleuchtung und Temperaturunterschiede des umgebenden Mediums, wenigstens in gewissen Fällen, Gasbewegungen, die ihrer Ursache nach noch nicht recht aufgeklärt sind. Dieses gilt auch für den negativen Gasdruck, welcher im Zusammenhang mit der Wasserbewegung und Wasserverdampfung in transpirirenden Pflanzen sich ausbildet und insbesondere in den Holzgefässen sehr ansehnlich sein kann.

Die Existenz einer Luftverdünnung in der Pflanze ergibt sich aus Versuchen, die schon von Hales[1]) angestellt wurden. Wird nämlich, wie es Fig. 16 zeigt, ein beblätterter Zweig in Wasser gestellt, und dem Gabelast *b* mittelst Kautschuk das luftführende Glasrohr *a* angepasst, welches in Wasser oder Quecksilber mit dem anderen Ende eintaucht, so zeigt die Erhebung der Sperrflüssigkeit an, dass Luft durch die Schnittfläche des Zweiges eingesogen wird.

---

1) Statik der Gewächse 1748, p. 90. Aehnliche Experimente bei Meyen, Physiol. 1838, Bd. 2, p. 73; Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 261; Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. sér., Bd. 19, p. 150.

Sachs[1]) sah u. a. in derartigen Experimenten bei Anwendung eines Kohlblattes das sperrende Quecksilber sich in 24 Stunden 3 cm erheben, und Barthélemy fand die gehobene Quecksilbersäule 4—5 cm hoch, als er einen beblätterten Zweig von Prunus Laurocerasus angewandt hatte. Diese Versuche lehren in jedem Falle, dass auch in den Intercellularräumen ein negativer Druck besteht, der indess in diesen, da Luft leichter Zutritt findet, nicht so hohe Werthe erreicht, als in den Gefässen des Holzkörpers.



Fig. 16.

Das Vorhandensein negativen Druckes im Holzkörper geht aus Versuchen Th. Hartig's[2]) hervor, in welchen die Hebung von Wasser in einem Steigrohre constatirt wurde, dessen oberes offenes Ende in einem Bohrloch im Holze eines Baumes endigte. Die Luftverdünnung in den Gefässen holziger und krautiger Pflanzen hat dann bestimmter v. Höhnel[3]) nachgewiesen, doch ist bis dahin nicht geprüft, ob auch in den luftführenden Zellen transpirirender Pflanzen negativer Druck besteht, was freilich der ganzen Sachlage nach kaum bezweifelt werden kann. Indem Höhnel Hauptachsen, Zweige oder Blattstiele mit Vermeidung von Verletzungen so umbog, dass sie local in ein Gefäss mit Quecksilber tauchten, und nun an dieser submersen Stelle einen scharfen Schnitt anbrachte, konnte er feststellen, dass von beiden Schnittflächen aus Quecksilber in die Gefässe eindrang, dessen Verbreitung nach Entfernung der Rinde oder nach Zerlegung der Pflanzentheile gewöhnlich schon durch das Hervortreten grauer Linien deutlich zu verfolgen ist. Da nun, um überhaupt Quecksilber in die Gefässe zu befördern, bei der geringen Weite dieser ein erheblicher capillarer Widerstand überwunden werden muss und trotzdem in manchen Fällen ein Vorrücken des Quecksilbers bis auf 50—60 cm von der Schnittfläche aus beobachtet wurde, ergibt sich, dass in den Tracheen eine sehr ansehnliche Luftverdünnung bestehen musste. Wird an Stelle des Quecksilbers eine den Zellwandungen adhärirende Flüssigkeit angewandt, so tritt an Stelle der Capillardepression die capillare Erhebung und die Gefässe werden auf eine weit grössere Strecke injicirt als bei Verwendung von Quecksilber. So fand es auch

1) In diesem und den meisten derartigen Versuchen war dem Zweige keine Gelegenheit geboten, Wasser aufzunehmen. Die obige Zusammenstellung dagegen vermeidet das sonst unvermeidliche Welken.

2) Bot. Ztg. 1861, p. 18.

3) Ueber den negativen Druck der Gefässluft. Strassburger Dissertation 1876; ferner in Jahrbüchern f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 77.

Höhnel[1]) als er wässrige Anilin-Fuchsinlösung, und Sachs[2]), als er Lithionlösung benutzte, bei welcher ersteren die Färbung das Vordringen anzeigte, während bei Lithionlösung die spektroskopische Prüfung zu controliren gestattete, wie weit Gefässe injicirt worden waren. In beiden Fällen erlaubt der Vergleich von Pflanzen, die innerhalb der Lösung zerschnitten wurden, mit anderen, welche in Luft zerschnitten und einige Minuten darauf in die Lösung eingestellt wurden, festzustellen, dass das schnelle und weitgehende Vordringen durch Fortbewegung in den Gefässen zu Stande kommt und die Flüssigkeiten ohne Mitwirkung des negativen Luftdruckes in derselben Zeit nur auf eine weit geringere Strecke vorrücken.

Beim Zerschneiden in Luft findet natürlich auch eine Ausgleichung des negativen Druckes statt, doch kommt offenbar sehr schnell eine Verschliessung der geöffneten Gefässe zu Stande, in Folge dessen von neuem in transpirirenden Zweigen ein negativer Druck sich ausbildet. Dieser kann schon nach einer Stunde, ja selbst schon nach kürzerer Zeit wieder ein sehr erheblicher sein, wie das Eindringen von Quecksilber erweist, wenn einige Centimeter von der alten Schnittfläche entfernt eine neue Durchschneidung des Stengels oder Blattstieles unter Quecksilber vorgenommen wird. Ein negativer Druck in den Gefässen (auch in den Intercellularräumen) kommt aber nur an transpirirenden Pflanzen zu Wege, in welchen also nicht soviel Wasser enthalten ist, als sie im Maximum aufzunehmen vermögen. Demgemäss fand auch Höhnel[3]) während des Winters die Luft in den Gefässen entlaubter Bäume wenig oder gar nicht verdünnt, und als unser Autor[4]) von gleichartigen Zweigen (Quercus, Iuglans, Syringa) die einen an Luft liegen liess, während er die anderen bis an die Schnittfläche in Wasser tauchte, wurde für jene ein weit ansehnlicheres Eindringen von Quecksilber beobachtet, als für letztere, an welchen sogar das Quecksilber in einzelne Gefässe gar nicht eindrang, als an untergetauchten Stengeltheilen ein neuer Schnitt angebracht wurde.

Bei submersen Wasserpflanzen bildet sich, wenigstens sofern die Pflanzen beleuchtet sind, ein positiver Gasdruck in den Intercellularräumen aus. Dem entsprechend quillt ein Blasenstrom hervor, wenn in den Stengel der unverletzten Pflanze ein Einstich gemacht wird, und an Schnittflächen kommen in schnellerer oder langsamerer Aufeinanderfolge Gasblasen zum Vorschein, so lange die Pflanze beleuchtet ist und die Intercellularräume geöffnet und nicht mit Wasser injicirt sind. Die analoge positive Gasspannung ist aber auch an Landpflanzen nach dem Untertauchen in Wasser zu constatiren und somit erwiesen, dass bei diesen der negative Druck der Intercellularluft von Umständen abhängt, welche mit dem Aufenthalt in der Luft gegeben sind. Nach Entziehung des Lichtes sinkt in submersen Pflanzen der Gasdruck, und es ist nicht unwahrscheinlich, wenn auch nicht mit Sicherheit festgestellt, dass derselbe unter Umständen negative Werthe erreicht. Das Zustandekommen dieses posi-

---

1) In F. Haberlandt's Wissenschaftl.-Praktischen Untersuch. a. d. Gebiete des Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 122.

2) Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1878, Bd. II, p. 171. — Ueber die Verwendung von Lithionlösung wird im Kapitel Wasserbewegung noch weiter gesprochen werden.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. l. c. p. 115.

4) Ueber den negativen Druck der Gefässluft 1876, p. 27.

tiven Druckes hängt im wesentlichen von der Zersetzung der Kohlensäure in der beleuchteten Pflanze und der Ausscheidung eines Theiles des gebildeten Sauerstoffes in die Intercellularräume ab, aus welchen dieser nicht so schnell wie die löslichere Kohlensäure durch die einschliessenden Zelllagen in das umgebende Wasser diosmirt. Deshalb sinkt auch der Druck, wenn mit Entziehung des Lichtes die Produktion von Sauerstoff nicht nur aufhört, sondern dieses Gas sogar im Athmungsprozess consumirt wird. Ob in den Gefässen submerser Pflanzen gleichfalls positiver Gasdruck zu Stande kommt, ist noch nicht untersucht worden.

Obiger Gaswechsel ist auch die wesentlichste Ursache, dass die in submersen Wasserpflanzen eingeschlossene Luft mit der Beleuchtung ihre Zusammensetzung ändert. Durchgehends nimmt am Tage der Sauerstoffgehalt zu, und das in den Lufträumen enthaltene Gas enthält nach längerer Beleuchtung sehr gewöhnlich mehr Sauerstoff als die atmosphärische Luft, ohne jemals, so wenig wie die aus Schnittflächen hervortretenden Gasblasen, reiner Sauerstoff zu werden, da mit der veränderten Zusammensetzung der Uebergang von anderen Gasen, so insbesondere auch von Stickstoff, in die lufterfüllten Räume gesteigert wird. Nach längerer Verdunklung enthalten hingegen die in der Pflanze eingeschlossenen Gase öfters erheblich weniger Sauerstoff als die gewöhnliche Luft, während der Kohlensäuregehalt, welcher am Tage auf ein Minimum sinken kann, oft ansehnlich zunimmt. Der Gasaustausch mit dem umgebenden Wasser bringt es mit sich, dass Stickstoff, wie auch Sauerstoff, den in den Pflanzen vorhandenen Gasmassen niemals fehlt. In den an Luft befindlichen grünen Pflanzentheilen ist gleichfalls eine Abnahme der Kohlensäure und eine Zunahme des Sauerstoffs während der Beleuchtung bemerklich, doch scheinen hier die Unterschiede gewöhnlich nicht so auffallend zu sein, als bei submersen Pflanzen.

Zusammensetzung der eingeschlossenen Gase. Da bei Anwendung der Luftpumpe oder beim Auskochen auch in der Pflanze absorbirt enthaltene Gase sich beimischen, so wird die wahre Zusammensetzung der in Lufträumen eingeschlossenen Gasmassen im Allgemeinen nur dann zu ermitteln sein, wenn die Gase durch einfaches Oeffnen der Lufträume oder durch ein Verdrängen mit Quecksilber gewonnen werden. So erhielten F. C. Calvert und E. Ferrand[1] die Luft aus den Hülsen von Colutea arborescens durch einfaches Zerdrücken unter Quecksilber und in analoger Weise gewannen sie auch die Luft aus den hohlen Stengeln von Heracleum sphondylium, Angelica archangelica, Ricinus communis, Dahlia variabilis u. a. Pflanzen. Die unten mitgetheilten Analysen beziehen sich auf junge, noch nicht ausgewachsene, und auf alte, bereits trocknende und nahezu reife Samen enthaltende Hülsen. Letztere zersetzten offenbar viel weniger Kohlensäure als die jungen Hülsen, und hieraus erklärt es sich, dass in diesen der Kohlensäuregehalt bei Tage zumeist mehr abnahm als in jenen ältern Hülsen. Der Sauerstoffgehalt zeigt in beiden Fällen eine wohl merkliche, doch keineswegs ansehnliche Zunahme während des Tages. Für die Luft in den hohlen Stengeln der genannten Pflanzen ist sogar einigemal eine kleine Abnahme am Tage verzeichnet, während der Kohlensäuregehalt durchgehends in analoger Weise schwankte, wie bei Colutea.

1) Annal. d. scienc. naturell. 1844, III. sér., Bd. 2, p. 377. Ferner lieferten Analysen der Luft in den Hülsen von Colutea: Erdmann, Jahresb. d. Chemie 1855, p. 727; Baudrimont, Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 178; Saintpierre und Magnien, ebenda 1876, Bd. 83, p. 490.

Stunde der Beobachtung	Tageszeit und Wetter	Die Luft enthielt in Volumprocenten			
		Junge Hülsen		Alte Hülsen von Colutea	
		Sauerstoff	Kohlensäure	Sauerstoff	Kohlensäure
11	Nacht	20,58	2,64	19,30	2,94
12	Mittag, bedeckt	20,77	2,45	20,63	2,46
7	Morgen, sonnig	20,84	1,93	21,14	2,32
12	Mittag, sonnig	21,03	1,76	21,25	2,11
4	Nachmittag, sonnig	21,25	2,10	20,68	2,11

Wie nach Eintauchen unter Wasser die Luft reicher an Sauerstoff werden kann, zeigen Versuche von Th. de Saussure[1]) mit Erbsenhülsen. In direkt der Pflanze entnommenen Hülsen war die Luft zusammengesetzt aus 19.3 O, 79,2 N und 1,5 CO_2, während sie bestand aus 30 O, 69 N und 1 CO_2, nachdem die Früchte unter Wasser besonnt worden waren. Auch das in submersen Wasserpflanzen eingeschlossene Gas ist am Tage, nach dem an Schnittflächen ausgeschiedenen Gase zu urtheilen, reich an Sauerstoff, und dieses fand auch Aimé[2]) für das in Algen (Fucus?) eingeschlossene Gas, in welchem früh Morgens der Sauerstoff zum Stickstoff im Verhältniss von 17 zu 83, vor Sonnenuntergang aber von 36 zu 64 gefunden wurde. Von dem aus Schnittflächen ausgeschiedenen Gas wird bei Behandlung der Kohlensäurezersetzung die Rede sein.

Eine ungleiche Zusammensetzung der in verschiedenen Theilen einer Pflanze eingeschlossenen Luft zeigen Experimente Dutrochet's[3]) mit Nuphar luteum an, in welchen die Gase aus den unter Wasser gehaltenen Pflanzentheilen mittelst der Luftpumpe ausgezogen wurden. Die so erhaltenen Gase bestanden in den Blättern aus 18 O und 82 N, im Rhizome aus 16 O und 84 N, in den Wurzeln aus 8 O und 92 N. Die Kohlensäure ist nicht bestimmt, und ferner ist nicht mitgetheilt, zu welcher Tageszeit die Pflanzen dem Experimente unterzogen wurden. Die Versuche von Lechartier[4]) mit Nymphaea, welche zu ähnlichem Resultate führten, sind in methodisch unzureichender Weise ausgeführt. — Ob thatsächlich die in Lufträumen eingeschlossenen Gase zuweilen reines oder fast reines Stickgas sind, wie F. Schulze[5]) dieses für Grashalme, sowie Stengel von Rumex und Angelica officinalis, Barthélemy[6]) für Pontederia crassipes, Typha u. a. angibt, dürfte wohl noch näher zu constatiren sein, und eventuell müsste aufgehellt werden, unter welchen Umständen eine solche Zusammensetzung zu Stande kommt. Denn von anderen Autoren[7]) wurden für hohle Stengel andere Resultate erhalten, und speziell in dem Blattstiel von Pontederia fand Ch. Martins[8]) eine Luft mit 15,5 Volumproc. Sauerstoff.

Während in den vorerwähnten Experimenten wesentlich oder ausschliesslich die in Fruchthöhlungen oder in Intercellularräumen enthaltene Luft in Betracht kam, gewannen E. Faivre und V. Dupré[9]) die in Holzgefässen von Morus und Vitis vinifera eingeschlossenen Gase,

1) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 150. — Auch Ingenhousz (Versuche mit Pflanzen, übersetzt von Scherer. 1788, Bd. 2, p. 58) bemerkte bereits die Zunahme von Sauerstoff in beleuchteten Hülsen von Colutea u. a. Pflanzen.

2) Ebenda 1841, III. sér., Bd. 2, p. 536. 3) Mémoires u. s. w., Brüssel 1837, p. 175.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1867, V sér., Bd. 8, p. 368.

5) Lehrbuch d. Chemie für Landwirthe, 1853, I, p. 58.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 167.

7) Vergl. auch P. Gardner, Froriep's neue Notizen, 1846, Bd. 39, p. 323.

8) Mém. de l'Acad. de Montpellier 1866, Bd. VI, p. 365. Auszug in Compt. rend. 1866, Bd. 62, p. 737. — Hier sind auch Analysen der Gase aus den Lufthöhlen von Aldrovandia vesiculosa und den Wurzeln von Jussieua mitgetheilt.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 366. — Nach Th. Bischoff (De vera vasorum plantarum structura et functione commentatio 1829, p. 81) soll die Gefässluft reich an Sauerstoff sein, doch ist kein Werth auf diese Angabe zu legen, da die angewandte Methode zu mangelhaft war.

indem sie unter einem Drucke von 1/2 bis 3/4 Atmosphären Quecksilber in die Gefässe trieben und das austretende Gas über Quecksilber auffingen. Bei Anwendung von Zweigen wurde doch nur Gefässluft gewonnen, da das Quecksilber in die Intercellularräume nicht eindrang. Während das in den Gefässen des Stammes eingeschlossene Gas im Winter fast gewöhnliche Luft war und z. B. im Januar nur 0,001 Proc. CO_2 enthielt, nahm mit erwachender Vegetation der Sauerstoffgehalt ab und der Kohlensäuregehalt zu, so dass schon Ende März, als das Treiben der Knospen begonnen, aber Blätter sich noch nicht entfaltet hatten, das gewonnene Gas enthielt in Volumproc. $CO_2 = 4,16$; $O = 17,39$; $N = 78,55$ und am 22. Juni die Luft sogar bestand aus $CO_2 = 14,63$; $O = 7,32$; $N = 78,05$ Volumprocent. Ende Oktober war wieder so ziemlich die Zusammensetzung der Atmosphäre erreicht (19,3 Volumproc. O und eine Spur CO_2). Die Luft in den Gefässen der Wurzeln fanden unsere Autoren während der Vegetationszeit durchgehends reicher an Kohlensäure und ärmer an Sauerstoff als im Stamme.

Absorbirte Gase. Die in der Pflanze im absorbirten Zustand enthaltenen Gase sind wohl bisher in keinem Falle ohne Beimengung von Gasen aus den luftführenden Räumen gewonnen worden. Auch haben wir keine auf sicherem Boden stehende Erfahrungen über die Absorptionsfähigkeit der Zellinhalte und der Zellwände, dürfen indess annehmen, dass die Kohlensäure in den Zellen relativ reichlich absorbirt werden kann. Ganz unbekannt ist es noch, ob gewisse Zellbestandtheile vermöge ihrer Zusammensetzung die Fähigkeit haben, bestimmte Gase in besonders reichlichem Maasse zu binden, was nach den Erfahrungen der Thierphysiologie und der Chemie sehr wohl möglich sein kann. Von Bedeutung ist jedenfalls der oft hohe hydrostatische Druck wenigstens dadurch, dass er eine Ausscheidung in Gasform innerhalb der Zelle verhindert, wenn ein absorbirtes Gas in weit grösserer Menge in einer Zelle enthalten ist, als der partiären Pressung dieses Gases in der angrenzenden Luftmasse entspricht. Thatsächlich ist dieses in den lebensthätigen Zellen der gewöhnliche Fall, wie die Ausscheidung von Kohlensäure aus athmenden und die Ausgabe von Sauerstoff aus assimilirenden grünen Zellen zeigt, da eben die Ursache dieser Ausscheidung in der Anhäufung dieser Gase in den Zellen gegeben ist. Mit der Thätigkeit der Zelle ist demnach auch die Zusammensetzung absorbirter Gase zweifellos verschieden, wie im Näheren aus den Thatsachen hervorgeht, welche in den die Produktion organischer Substanz und die Athmung behandelnden Kapiteln mitgetheilt werden.

Negativer Druck in den Gefässen. Damit überhaupt Quecksilber in die Gefässe eingesogen wird, muss die Luftverdünnung einen höheren Werth erreichen als die Capillardepression des Quecksilbers, welche u. a. in den freilich engen, nur 25 bis 30 Mikromill. weiten Gefässen von Aesculus Hippocastanum einer Quecksilbersäule von 30—43 cm entspricht. Dessenungeachtet drang auch in diese Gefässe das Quecksilber in Experimenten Höhnel's[1] auf 4 bis 5, 2 cm ein. Tritt aber einmal Quecksilber ein, so hängt die Höhe, bis zu welcher es befördert wird, natürlich auch von dem Rauminhalt des Gefässes ab, so gut wie ja auch in einer längeren Glasröhre das Quecksilber höher steigt, als in einer kürzeren, aber gleich weiten Glasröhre, wenn in denselben die Luft in gleichem Grade verdünnt worden war, bevor sie unter Quecksilber geöffnet wurden. Deshalb gibt auch die Steighöhe, mit Berücksichtigung der Capillardepression des Quecksilbers, kein vergleichendes Maass für die Luftverdünnung in Gefässen ab, wie dieses Höhnel irrig annimmt, denn ohne Weiteres ist keine Garantie geboten, dass selbst benachbarte Gefässe gleich lang sind oder dass das Volumen eines Gefässes durch Verschmelzung mit einem anderen Gefässe nicht erheblich vermehrt ist. Ob in den Holzzellen ein negativer Druck besteht, ist direkt noch nicht ermittelt, doch würden diese kürzeren Elementarorgane nur auf kurze Strecke injicirt werden, wenn auch die Luftverdünnung ausreichend wäre, um die Capillardepression zu überwinden. Da das Volumen der Gefässe nicht bestimmt wurde, so muss es auch zunächst dahin gestellt bleiben, ob thatsächlich ein stärkerer negativer Druck die Ursache ist, dass, wie Höhnel[2] fand, das Quecksilber in den Gefässen jüngerer Jahresringe im Allgemeinen höher steigt.

Nach Höhnel[3] soll der negative Druck in den Gefässen entstehen, indem Wasser, welches diese ganz oder theilweise füllte, bei genügend ausgiebiger Transpiration entfernt wird.

---

1) Ueber d. negativen Druck d. Gefässluft, 1876, p. 15.
2) Ebenda p. 15 u. 20, und Jahrb. f. wiss. B., 1879, Bd. 12, p. 126.
3) Jahrb. f. wiss. Bot., l. c. p. 121.

Bei Krautpflanzen wiederholt sich nach unserem Autor die partielle Anfüllung der Gefässe normalerweise in jeder Nacht, und hiermit sinkt oder verschwindet die Luftverdünnung in den Gefässen, nimmt aber zu oder kommt wieder, wenn am Tage die Transpiration gehörig gesteigert wird. Auch in den Holzpflanzen wechselt nach unserm Autor der Wassergehalt in den Gefässen, welche keineswegs während des ganzen Sommers nur Luft enthalten. Uebrigens wird bei holzigen Pflanzen ein einmal gebildeter negativer Druck sich lange erhalten, und Höhnel[1] hat durch direkte Versuche gezeigt, wie langsam eine Druckdifferenz zwischen der Luft der Gefässe und den benachbarten Lufträumen ausgeglichen wird. Sicherlich muss auf die besagte Weise eine Luftverdünnung entstehen, doch hat Höhnel nicht gezeigt, dass dieses die einzige Ursache ist, und die bis jetzt bekannten Thatsachen sprechen nicht gegen eine anderweitige fortwährende Neubildung und Unterhaltung des negativen Luftdruckes in der transpirirenden Pflanze. Ja, die baldige Regeneration des negativen Luftdruckes in abgeschnittenen Zweigen lässt vermuthen, dass noch eine andere Ursache, als die von Höhnel angenommene, negativen Druck in den Lufträumen transpirirender Pflanzen zu erzeugen vermag. Ich will hier nicht auf eine Discussion von Möglichkeiten eingehen, welche doch nur an der Hand neuer Versuche zu einer positiven Entscheidung zu führen vermöchten.

Um eine Wiederbildung verdünnter Luft in abgeschnittenen Zweigen zu ermöglichen, ist ein Verschluss der geöffneten Gefässe nöthig, welcher nach Höhnel[2] durch die an der Schnittfläche austretenden schleimigen Stoffe und nach Einstellen in Wasser auch durch anderweitige Bildung schleimiger Massen bewerkstelligt wird. Von Thatsachen füge ich noch hinzu, dass Höhnel[3] an einem Zweige von Tilia argentea das Quecksilber 6 cm hoch in die Gefässe eingedrungen fand, nachdem der Zweig $^3/_4$ Stunden an der Luft gelegen hatte und dann $7^1/_2$ cm von der Schnittfläche entfernt abgeschnitten wurde. In Eichenzweigen drang sogar das Quecksilber 10 cm hoch in die Gefässe ein, nachdem die Zweige 5 Stunden an Luft verweilt hatten und ein 15 cm langes Stück abgeschnitten war.

Der Ueberdruck in der Intercellularluft submerser und unverletzter Pflanzen erreicht wohl kaum so hohe Werthe wie die Luftverdünnung in den Gefässen. So ganz unerheblich ist der positive Druck in der Intercellularluft indess nicht, da u. a. ein untergetauchtes Blatt von Nymphaea, dessen Blattstielquerschnitt sich 26 cm tiefer unter Wasser befand, noch Gasblasen aus den Intercellularen hervorzutreiben vermochte[4]. Dieser Blasenstrom, welcher aus Schnittflächen submerser Wasserpflanzen (Elodea, Myriophyllum, Ceratophyllum sind geeignete Pflanzen) hervortritt, hört meist schon in weniger als einer Minute, zuweilen fast momentan auf, wenn die Pflanze verdunkelt wird, und somit zeigt dieses Verhalten an, dass die Entstehung des positiven Druckes von der Sauerstoffproduktion in beleuchteten Pflanzen abhängt, und ferner, dass in den freilich mit grösseren Intercellularräumen versehenen Wasserpflanzen Druckdifferenzen schnell ausgeglichen werden. Die Entwicklung des positiven Druckes ist eine Folge davon, dass die turgescenten Zellen Sauerstoffgas an die Intercellularräume abgeben, weil dieses fortwährend im Inneren der grünen Zellen entstehende Gas in reicherem Maasse in diesen enthalten ist, als der partiären Pressung in den Intercellularen entspricht. Ein anderer Theil des Sauerstoffgases geht natürlich in gelöster Form in das umgebende Wasser über und kann, wenn dieser Uebergang reichlich stattfindet, an der Oberfläche in Blasenform ausgeschieden werden, wie dieses häufig Algenfäden zeigen, denen bei günstiger Beleuchtung sauerstoffreichere Gasblasen anhaften.

Ob im Dunkeln negativer Druck in der Intercellularluft submerser Pflanzen vorkommt, ist noch nicht untersucht, jedenfalls ist aber höchstens ein sehr geringer positiver Druck vorhanden, da beim Einstechen keine oder höchstens einige wenige Gasblasen hervorkommen, und, wie schon gesagt, ein Blasenstrom mit Verdunklung aufhört. Es erklärt sich dieses daraus, dass die durch Athmung gebildete Kohlensäure zwar auch in die Intercellularräume dringt, jedoch relativ leicht auf osmotischem Wege nach Aussen befördert wird, und dieserhalb, wie auch anderer Umstände halber, ist es theoretisch möglich, dass gele-

---

1) Ebenda p. 76. 2) Bot. Ztg. 1879, p. 320.

3) Ueber d. negativen Druck d. Gefässluft 1876, p. 20. — Derartige Versuche sind auch mitgetheilt von Sachs in Arbeit. d. Botan. Instit. in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 171.

4) Lechartier, Annal. d. scienc. naturell. 1867, V. sér., Bd. 8, p. 364.

gentlich eine Luftverdünnung in der Pflanze sich einstellt. Erheblich wird diese allerdings nicht sein, da sonst eine partielle Injektion der Intercellularräume mit Wasser zu erwarten wäre. Uebrigens ist bis dahin überhaupt noch nicht näher untersucht, welcher Complex von Ursachen für die Füllung der oft erheblich grossen Lufträume submerser Pflanzen mit Gasen von Bedeutung sind[1], und in wie weit der Gasdruck selbst wieder eventuell für die Entwicklung der Intercellularräume in Betracht kommt.

Das Hervortreten von Gasblasen aus Wasserpflanzen beobachtet man leicht, wenn man eine Pflanze von Elodea, Myriophyllum, Ceratophyllum o. a. mit der Schnittfläche nach oben, in einen mit Wasser angefüllten Cylinder einsetzt und durch Anbinden an einen Glasstab *b* die Pflanze untergetaucht erhält, wie das durch die Fig. 17 versinnlicht ist. Da dieser Blasenstrom zur Demonstration der Kohlensäurezersetzung und zur Abschätzung der relativen Wirkung verschiedener Beleuchtung auf die Assimilationsthätigkeit benutzt werden kann, so werden wir auf dieses Phänomen in Kap. V, Abth. 3 zurückkommen und hier allein die Mechanik der Entstehung ins Auge zu fassen haben. Diese ist aber nach obigem ohne weiteres verständlich, und ebenso bedarf es keiner besonderen Erläuterung, warum die Blasenentwicklung bei zu geringer Assimilationsthätigkeit und ebenso dann aufhört, wenn die Intercellularen an der Schnittfläche durch capillar festgehaltenes Wasser oder sonst in irgend einer Weise verstopft sind. Endlich ist auch klar, warum die austretenden Gasblasen nie reiner Sauerstoff sind, übrigens in ihrer Zusammensetzung durch die Intensität der Sauerstoffproduktion, durch die Menge der in Wasser gelösten Gase (Kohlensäure und Stickgas) und viele andere Umstände beeinflusst werden. Wie aber dieser Blasenstrom thatsächlich von der Kohlensäurezersetzung abhängt und nicht etwa durch anderweitige Wirkungen des Lichtes in der Pflanze hervorgebracht wird, geht einmal daraus hervor, dass auch im diffusen Lichte die Blasenentwicklung noch vor sich geht, und dass diese dann aufhört, wenn allein die Kohlensäure dem Wasser entzogen wird. Letzteres führte Dr. Schwarz im Tübinger botanischen Institute aus, indem er einen kleinen Ueberschuss von Kalk- oder Barytwasser zugab. Der Blasenstrom erlosch jetzt sehr schnell, auch in direkter Sonne, kam aber wieder, wenn die Pflanze in reines Flusswasser gebracht oder wenn durch Einleiten von Kohlensäure die vorgenannten Oxyde in Carbonate verwandelt wurden.

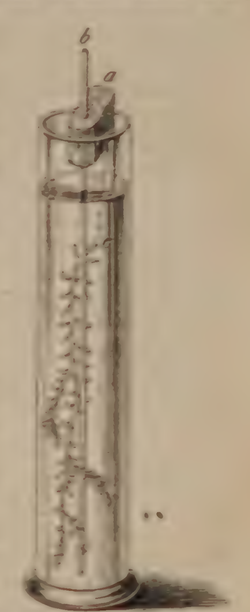


Fig. 17. Mittelst des Korkes *a* wird der Glasstab *b* festgehalten.

Natürlich giebt es auch noch andere Ursachen, welche Gasblasen aus einer Schnittfläche hervorzutreiben vermögen. Es wird das u. a. erzielt durch Verminderung des Luftdruckes und Erhöhung der Temperatur, und es ist einleuchtend, warum aus einer Pflanze noch einige Zeit Gasblasen kommen, wenn dieselbe in sehr kohlensäurereichem Wasser gehalten wird, nachdem sich eine sauerstoffreiche Luft im Inneren gesammelt hatte[2]. Denn die Kohlensäure dringt ja in grösserer Menge in die Pflanze ein, als der schwieriger diosmirende Sauerstoff seinen Weg in das umgebende Wasser findet. Eine Temperatursteigerung kann natürlich nur vorübergehend Gasblasen hervortreiben, und obige Experimente zeigen, dass die erwärmende Wirkung der Sonnenstrahlen in der submersen Pflanze, entgegen der Annahme von N. J. C. Müller[3], einen anhaltenden Blasenstrom nicht zu unterhalten vermag, dass überhaupt durch Insolation von der Kohlensäurezersetzung unabhängige Bedingungen für einen Blasenstrom nicht geschaffen werden. Immerhin be-

---

1) Einige Angaben hierüber bei Barthélemy, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V. ser., Bd. 19, p. 167, und bei Moll, Bot. Ztg. 1880, p. 53.

2) Van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V. ser., Bd. 9, p. 269; Lecoq, Compt. rend. 1867, Bd. 65, p. 1114, u. 1869, Bd. 69, p. 531; N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 37.

3) Botan. Untersuch. Bd. I, Heft 5 (1876), p. 380.

durfte diese Frage einer Entscheidung durch den Versuch, da wir in der von Dufour entdeckten und von Feddersen[1]) studirten Thermodiffusion ein Phänomen kennen, in welchem ein Gasstrom von der kälteren nach der wärmeren Seite einer Scheidewand geht, und ferner sich ein merklicher und mit der Temperatur zunehmender Druck in einer geschlossenen Thonzelle oder Thierblase ausbildet, wenn die eingeschlossene, dagegen nicht die umgebende Luft dampfgesättigt ist[2]).

In den Landpflanzen kommen indess sicherlich Gasströmungen auf andere Weise als durch Kohlensäurezersetzung zu Wege. Wenn wir hier absehen von mechanischen Erschütterungen, Temperaturwechsel u. dgl., so bleibt noch als eine fernere Ursache der negative Druck, welcher sich im Zusammenhang mit der Wasserverdampfung in dem Intercellularsystem entwickelt. Wie die Transpiration in verschiedenen Organen ungleich und nach äusseren Verhältnissen variabel ist, so wird auch sicherlich die luftverdünnende Wirkung an verschiedenen Stellen im Intercellularsystem ungleich ausfallen. Dann müssen aber Gasbewegungen veranlasst werden, welche unter Umständen, insbesondere bei Vorhandensein von Spaltöffnungen und Lenticellen, eine Luftcirculation durch die Pflanze nach sich ziehen können. Da die Nachweisung dieser Gasströme bisher nicht allgemeiner versucht ist, so lässt sich auch über ihre Richtung und ihre Bedeutung in der Pflanze nichts Bestimmtes sagen. Nachgewiesen sind indess derartige Gasströme für Nelumbium speciosum und Nymphaea, deren spaltöffnungsführende Blätter an Luft grenzen, und wo demgemäss, wie bei den Landpflanzen, nur ein Theil des Körpers lebhaft transpirirt.

Solche Gasströme können, wie schon Raffenau-Delile[3] beobachtete, an hellen Tagen bei Nelumbium so lebhaft werden, dass auf der Oberfläche des Blattes herumlaufende Wassertropfen in ähnlicher Weise durch die aus den Spaltöffnungen dringende Luft herumgeworfen werden, wie es geschieht, wenn Luft in den abgeschnittenen Blattstiel eingeblasen wird. Nach Merget[4]) soll sich in einem besonnten Blatt, und ebenso in einem Blatt von Nelumbium, dessen Lamina durch Annäherung von heissem Eisen oder von Kohlenfeuer erwärmt wird, ein Luftstrom von der Blattfläche aus nach dem Innern der Pflanze bewegen, so dass aus den Intercellularen eines abgeschnittenen Blattstieles Luft hervordringt. Dieses geschah auch dann noch, als die Schnittfläche ein wenig unter Wasser getaucht war, und Merget erhielt derart aus einem besonnten Blatt in einer Minute $\frac{1}{4}$ Liter, aus einem durch Kohlenfeuer erwärmten Blatt sogar 1 Liter Luft, doch war auch in letzterem Falle der Druck, mit welchem die Luft hervorgetrieben wurde, nur im Stande, einer Wassersäule von 1 bis 3 cm das Gleichgewicht zu halten. Es ist aber nach Experimenten Barthélemy's[5]) schon die geringe, einer Wassersäule von 2 bis 3 cm Höhe entsprechende Saugkraft ausreichend, um aus einem mit der Pflanze in Verbindung stehenden Blatte von Nelumbium oder Nymphaea einen mächtigen Gasstrom zu ziehen. Diese Experimente wurden einfach angestellt, indem das Blatt unter eine mit Wasser abgesperrte Glocke gebracht und durch Erhebung dieser die entsprechende Luftverdünnung erzielt wurde. In diesem Falle wurde zweifellos durch andere Blätter Gas aus der Luft aufgenommen und so eine durch die Rhizome der Pflanze gehende Luftcirculation erzielt, welche in den grossen Intercellularräumen genannter Pflanzen grössere Widerstände nicht findet, worauf auch der Umstand hindeutet, dass die aus Blättern von Nelumbium extrahirte Luft in Versuchen von Raffenau-Delile, Merget und Barthélemy von der Zusammensetzung der Atmosphäre wenig oder gar nicht abwich. Voraussichtlich werden aber auch durch Besonnung und Erwärmung derartige circulirende Luftströme in den genannten Pflanzen hervorgerufen, und es ist wohl möglich, dass, wie es Raffenau-Delile annimmt, in gegebenen Fällen ein Theil eines Blattes Luft aufsaugt, welche aus einem anderen Theile desselben Blattes wieder hervorgetrieben wird.

Bei der Circulation von Luft durch die Rhizome werden sicherlich Beimengungen der in der Pflanze producirten oder osmotisch aufgenommenen Gase um so mehr sich bemerk-

---

1) Näheres vide Naumann, Allgem. Chemie 1877, p. 261.

2) Die Erklärung dieses Phänomens bei Kundt, Annal. d. Physik u. Chemie 1877, N. F. Bd. 2, p. 17.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1841, II sér., Bd. 16, p. 328.

4) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1469, u. ebenda 1874, Bd. 78, p. 884.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 152.

lich machen, je langsamer die circulirende Luftströmung ist. Ob der osmotische Uebergang von Gasen aus dem umgebenden Wasser ausreicht, um schon bei geringer saugender Wirkung einen merklichen Gasstrom zu unterhalten, muss dahin gestellt bleiben. Ueber Experimente mit Nymphaea, deren Blätter abgeschnitten oder untergetaucht waren, berichtet Lechartier[1]) Resultate, welche mit den von Barthélemy erhaltenen nicht übereinstimmen.

Im Vorigen sind eine Reihe Thatsachen aus den citirten Arbeiten mitgetheilt, welche wohl die Existenz von Gasströmen, die unabhängig von der Kohlensäurezersetzung entstehen, sicher stellen, indess wird es kritischer neuer Untersuchungen bedürfen, um über die Richtung dieser Gasströme und über die Abhängigkeit von äusseren Umständen bestimmteren Aufschluss zu erhalten. Entstehen aber solche Gasströmungen in den genannten Pflanzen, so dürfen wir auch auf deren allgemeine Verbreitung in anderen Pflanzen rechnen, bei denen mit offenen Ausführungsgängen versehene Pflanzentheile sich in der Luft befinden, doch wird freilich durch engere Intercellularräume die Gasbewegung nicht so lebhaft sein können wie bei Nymphaea. Dass es sich hier um Verhältnisse handelt, welche in den submersen Pflanzen nicht ausgiebig genug gegeben sind, bedarf keiner besonderen Discussion, dagegen sind die mechanischen Ursachen dieser Gasströme erst noch festzustellen. Ob hier die Thermodiffusion oder die Gasbewegung, welche von relativ trockener zu relativ feuchter Luft geht, oder ob ein anderer, mit Transpiration in näherm Verband stehender Umstand im Spiele ist, bleibt also zu entscheiden. Merget's Experimente mit Erwärmung eines Blattes, welche auch noch am todten Blatte von Nelumbium gleiches Resultat geben sollen, gestatten keine bestimmte Einsicht, ebenso nicht die Beobachtung von Raffenau-Delile, nach welcher zuweilen die aus Blättern von Nelumbium kommende Gasströmung bis Mitternacht anhält, zumeist freilich am Abend erlischt.

Kapitel IV.

Die Wasserbewegung in der Pflanze.

Allgemeine Uebersicht.

§ 20. Um Lebensthätigkeit zu ermöglichen, muss der vegetabilische Organismus eine gewisse Menge Wasser enthalten, welches bekanntlich als Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände, des Protoplasmas und anderer organisirter Körper, sowie als lösendes Vehikel zu finden ist. Die Menge dieses Vegetationswassers ist aber nach äusseren und inneren Ursachen veränderlich. Das Welken einer Pflanze zeigt in jedem Falle eine Verminderung des Vegetationswassers an, und dass sogar ein gänzlicher Verlust dieses von gewissen Pflanzen oder Pflanzentheilen ertragen wird, lehren Samen, Moose, Flechten und andere Organismen, welche bei Zufuhr von Wasser wieder zur Lebensthätigkeit erwachen. Ferner wird im Allgemeinen der Wasservorrath in einer Pflanze modificirt, wenn safterfüllte Zellen ihr Volumen vergrössern oder bisher lebendige Elementarorgane mit dem Tode lufterfüllt werden. Aber auch ohne dass der Wassergehalt gerade schwanken muss, findet, wenigstens in Landpflanzen, ein lebhafter Wasserwechsel statt, indem die oberirdischen Theile Wasserdampf an die Atmosphäre abgeben, während durch die eingewurzelten Theile Wasser aus dem Boden in die Pflanze geführt wird. Die Wassermenge, welche auf

1) Annal. d. scienc. naturell. 1867, V sér., Bd. 8, p. 364.

diese Weise durch Landpflanzen den Weg nimmt, ist durchgehends ungleich ansehnlicher als die Menge des in einer turgescenten Pflanze vorhandenen Vegetationswassers[1], und gegenüber diesem durch die Pflanze sich bewegenden Wasser ist auch das Wasserquantum gering, welches beim Bluten der Weinstock, die Birke u. s. w. ausscheiden oder welches dazu dient, die Elemente Wasserstoff und Sauerstoff für Produkte des Stoffwechsels zu liefern. Muss es auch fraglich bleiben, ob und in wie weit durch gänzlich submerse Pflanzen eine Wasserbewegung normalerweise zu Stande kommt, so bringen doch schon Temperaturschwankungen, mechanische Beugungen u. dgl. mit sich, dass nicht immer dieselben Wassermoleküle als Vegetationswasser in der Pflanze bleiben, und jedenfalls führt selbst in einer nicht wachsenden Pflanze die Thätigkeit der lebendigen Zelle eine gewisse Wasserbewegung herbei.

Nachdem schon früher (Cap. II) die Aufnahme des Wassers in die Pflanze behandelt wurde, sollen nun die Gestaltung der Wasserbewegung in der Pflanze und die Ursachen, welche diese Wasserbewegung, sowie in gegebenen Fällen die Ausscheidung von Wasser aus der Pflanze herbeiführen, beleuchtet werden. In folgendem ist zunächst eine orientirende Uebersicht gegeben, welche zugleich die Verkettung der bei dieser Wasserbewegung in Betracht kommenden Modalitäten zeigen und es ermöglichen soll, wie die Ausdehnung des Gegenstandes es erfordert, den Wassertransport in der transpirirenden Pflanze, die Transpiration und die Ausscheidung flüssigen Wassers aus der Pflanze in einzelnen Abschnitten behandeln zu können.

Die Mechanik und die Wege, vermittelst welcher Wasser in die Pflanze oder aus der Pflanze gelangt, wurden in Kapitel II und III im wesentlichen gekennzeichnet. Denn entweder handelt es sich um flüssiges Wasser, welches sich in principieller Hinsicht wie ein gelöster Körper verhält, oder um Wasserdampf, welcher analog wie Gase durch luftführende Räume oder Zellwandungen seinen Weg findet. Thatsächlich muss ja jede turgescente Zelle flüssiges Wasser aufgenommen haben und wird nicht immer die gleichen Wassermoleküle in sich beherbergen, ferner nehmen an Landpflanzen imbibirende Wassertheilchen Gasform an, um entweder direkt (oder durch Vermittlung des Intercellularsystemes und der Spaltöffnungen, resp. der Lenticellen in die Atmosphäre abgegeben zu werden. Weiter werden flüssige Wassertheilchen sowohl von einer Zelle in die andere fortgeschafft, als auch innerhalb der Wandungen auf grössere oder kleinere Strecken transportirt.

Gerade bei der ausgiebigsten Wasserbewegung, durch welche bei Landpflanzen die grossen Mengen verdampfenden Wassers ersetzt werden, vermittelt ganz wesentlich die Fortbewegung in den Wandungen verholzter Zellen den Transport des Wassers von den Wurzeln in die Zweige und in die Blätter. Es ist eben gerade eine spezifische Eigenschaft verholzter Wandungen, eine schnelle Fortbewegung des imbibirten Wassers zu gestatten, während in anderen Wandungen die Wasserbewegung bei gleicher Triebkraft ungleich langsamer von statten geht. Diese spezifische Eigenschaft verbleibt den verholzten

---

1) In turgescenten saftigen Pflanzen liegt der Wassergehalt gewöhnlich zwischen 60 und 90 Proc., und selbst in Holzpflanzen dürfte der Wassergehalt nicht unter 30 Proc. gehen. Einige Zusammenstellungen in Mayer's Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., Bd. I, p. 322.

Wandungen auch nach dem Absterben des lebendigen Zellinhaltes und so sind es allgemein die Zellen und Gefässe des Holzkörpers, welche der Wasserbewegung in ganz hervorragender Weise dienen, freilich schon deshalb nicht immer in gleichem Maasse, weil auch mit dem Alter die Leitungsfähigkeit abnimmt, so dass ältere Kernholzlagen für den Wassertransport in Bäumen wenig oder gar keine Bedeutung haben.

Die verholzten Elemente der Gefässbündel haben also die Fortbewegung des Wassers auf weitere Strecken zu vermitteln, um aber in jene zu gelangen, müssen die Wassertheilchen in den aufnehmenden Organen zunächst die nicht verholzten Wandungen der meist parenchymatischen Rindengewebe durchwandern. Da hinwiederum nicht verholzte Wandungen die Begrenzung der Intercellularräume, sowie der Blätter und Stengelorgane zu bilden pflegen, haben die Wassertheilchen, um den Transpirationsverlust zu decken, wieder ihren Weg durch solche Zellwandungen zu nehmen, welche bezüglich der Wasserleitung gegen die verholzten Wandungen weit zurückstehen. Gleichviel ob nun in den Zellen mit unverholzten Wandungen das Wasser durch die Zellen oder innerhalb der Wandungen oder gleichzeitig auf beiden Wegen fortgeschafft wird, so ist es doch in jedem Falle bedeutungsvoll, dass auf solchen minder günstigen Wegen die Wassertheilchen im Allgemeinen kürzere Strecken zu durchlaufen haben, indem die Gefässbündel durch ihre Vertheilung in die Zweige und Blätter zunächst die Herbeischaffung von den entfernten Aufnahmeorten her besorgen.

Der bevorzugten Leitungsfähigkeit der verholzten Elementarorgane ist es aber umgekehrt auch zuzuschreiben, dass die Wasserbewegung wesentlich in den Gefässbündeln vor sich geht, und z. B. der Transpirationsverlust eines Zweiges noch gedeckt wird, wenn ein Rindenring weggenommen wurde, bald aber ein Welken eintritt, wenn die Communication des Holzkörpers unterbrochen, die Continuität der Rinde dagegen erhalten wurde. Eine gewisse Menge Wasser wird allerdings auch in der Rinde fortbewegt, nur ist diese Menge viel zu gering, um genügenden Ersatz für das verdampfende Wasser leisten zu können. Ueberhaupt muss ein jedes Gewebe, dessen Zellwandungen für Wasser permeabel sind, eine Fortbewegung des Wassers gestatten, doch hängt die Ausgiebigkeit dieser Fortbewegung von Qualitäten ab, welche wir so lange einfach als Thatsachen hinnehmen müssen, bis wir eine weitergehende Erklärung aus molekularer Struktur, aus der Zusammensetzung der Wandungen, sowie aus der Anordnungsweise der Elementarorgane zu geben vermögen. So ist es auch noch nicht sicher bekannt, ob die Wandungen verholzter Elementarorgane etwa einer Wasserbewegung viel geringere Widerstände in longitudinaler als in transversaler Richtung entgegensetzen; übrigens muss auch in dieser Richtung Wasser fortbewegt werden, um z. B. angrenzende Zellen mit Wasser zu versorgen. Es stehen aber auch nicht allen in Luft ragenden Pflanzen verholzte Elemente zu Gebote. Die Conidien abschnürenden Hyphen von Penicillium müssen z. B. durch Fortbewegung des Wassers von Zelle zu Zelle oder innerhalb der Wandungen ihren Bedarf erhalten und auch den meisten Moosen gehen verholzte Elementarorgane ab, doch tritt auch bei diesen bekanntlich leicht Welken ein, wenn die Transpiration durch äussere Verhältnisse einigermaassen gesteigert wird.

Die gleichen Ursachen, welche veranlassen, dass eine Pflanze dargebotenes Wasser aufsaugt, wenn sie nicht soviel Wasser enthält, als sie aufzunehmen vermag (um es kurz auszudrücken in einem ungesättigten Zustand sich befindet), veranlasst auch die mächtige Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen. Um den Verlust zu decken, welcher durch die Transpiration in Pflanzentheilen entsteht, wird benachbarten Elementarorganen Wasser entrissen, und von diesen aus setzt sich dieser Vorgang auf angrenzende, relativ gesättigtere Theile fort bis zu den Wurzeln und überhaupt den Gliedern, die ihrer Umgebung Wasser zu entnehmen vermögen und durch einen gewissen Wassermangel hierzu befähigt werden.

Zunächst wird gewöhnlich, insbesondere auch in den Blättern, den Wandungen turgescenter Zellen Wasser entzogen und Ersatz theilweise durch Zufuhr aus benachbarten Zellhautelementen, theilweise durch Entnahme aus dem Zellinhalt geleistet, denn letzterer gibt ja unvermeidlich Wasser an die Zellhaut ab, wenn durch Wasserverlust in dieser der bisherige Gleichgewichtszustand gestört wird. In angrenzende Zellen und Zellwände setzt sich das gleiche Spiel fort, bis endlich auch verholzten Zellwandungen Wasser entrissen wird. In diesen entsteht dann, vermöge der grossen Leitungsfähigkeit der Wandungen, bei gleicher Betriebskraft eine ungleich ausgiebigere Wasserbewegung, die, wie schon bemerkt, zur Folge hat, dass wesentlich die verholzten Elemente den Wassertransport auf weitere Strecken vermitteln. Eine solche Fortpflanzung der Wasserbewegung wird natürlich in gleichem Sinne zu Stande kommen, wenn durch irgend eine andere Ursache, etwa in Folge von Wachsthum, eine Zelle ihrer Nachbarin Wasser zu entreissen vermag. Ferner wird Wasser sich von einem Punkte aus fortbewegen, wenn in Zellwand oder Zelllumen mehr Wasser enthalten ist, als unter den gegebenen Verhältnissen hier festgehalten werden kann.

Die nächste Ursache dieser Wasserbewegung sind Anziehungskräfte, welche jedenfalls in der Zellwandung oder zugleich auch im Zellinhalt zur Geltung kommen, und die Transpiration erzeugt die Wasserbewegung, indem durch die Entreissung von Wassertheilchen jene Anziehungskräfte geschaffen werden. Je weiter eine Zellhaut von dem Sättigungszustand entfernt, und somit je ansehnlicher die Transpiration ist, um so mehr wird diese Betriebskraft gesteigert, welche endlich nicht mehr besteht, wenn die Pflanze so viel Wasser enthält, dass sie dem Boden solches nicht mehr zu entziehen vermag. Dem entsprechend saugt dann ein Stammstück, welches einer transpirirenden Pflanze entnommen wurde, Wasser ein, und eine Pflanze wird durch Wasseraufnahme schwerer, wenn die Transpiration aufgehoben wurde, während die Gelegenheit Wasser aufzunehmen fortbesteht. So wechselt auch in der Natur der Wassergehalt einer Landpflanze nach äusseren Verhältnissen, ja manche Pflanzen, wie Moose und Flechten, werden gelegentlich staubtrocken, um durch Regen oder Thau wieder in den turgescenten Zustand zurückzukehren. Andere Pflanzen sind, wie schon das Welken lehrt, am Tage oft wasserärmer, kehren aber in den straffen Zustand zurück, sobald das Verhältniss zwischen aufgenommenem und verdampfendem Wasser eine genügende Zunahme des Wassergehaltes herbeiführt. Dieses kann natürlich sowohl durch Herabsetzen der Transpiration, als auch durch gesteigerte Wasserzufuhr erzielt werden.

Nur wenn die Transpiration unterdrückt oder mindestens sehr beschränkt ist, kommt ein solcher Wasserreichthum in der Pflanze zu Wege, dass nach Decapitiren des Stammes aus dem Wurzelstumpfe, oder aus einer durch Entfernen eines Astes erzeugten Schnittfläche, Wasser hervortritt. Dieses Phänomen des Blutens zeigen deshalb Weinstock, Birke und andere Pflanzen im Frühjahr, ehe die Blätter sich entfalteten, doch kann jenes auch zu jeder Zeit im Sommer erzielt werden, wenn zuvor die Transpiration einige Zeit unterdrückt war. Dem entsprechend stellt sich das Bluten auch einige Zeit nach Decapitiren eines Stammes ein, obgleich der stehen gebliebene Stumpf zunächst Wasser in die Schnittfläche einsog.

Beim Bluten dringt insbesondere aus dem Holzkörper, auch aus den sonst luftführenden Gefässen, eine meist substanzarme wässrige Flüssigkeit hervor, deren Menge allmählich das vereinte Volumen von Stammstumpf und Wurzelsystem weit übersteigen kann. Dieses Wasser tritt aus der Schnittfläche hervor, weil hier der geringste Widerstand sich bietet und dieses anhaltende Hervortreten, sowie auch die Druckkräfte, welche ein auf den Stammstumpf gesetztes Manometer anzeigt, lehren, dass im Innern der Pflanze dauernd Kräfte thätig sind, durch welche Wasser gewaltsam in Gefässe und wohl auch andere luftführende Räume getrieben und in diesen unter Druck gesetzt wird. Dieser Blutungsdruck, zu dessen Erzeugung nicht allein Wurzeln, sondern auch Stammtheile befähigt sind, steigt nur selten auf den Druck einer Atmosphäre und ist sehr gewöhnlich viel geringer. Ist nun schon der Blutungsdruck nicht überall vorhanden, so ist er auch nicht ausreichend, um Wasser bis in die Gipfel von Bäumen zu treiben, und gerade während der Zeit, in welcher die grössten Wassermengen zu den transpirirenden Organen geschafft werden müssen, besteht ein Blutungsdruck als treibende Kraft nicht.

Immerhin mag der Blutungsdruck bei manchen krautigen Pflanzen einige Bedeutung für die Wasserversorgung haben, und wenn auch im Allgemeinen an sonnigen Tagen in Krautpflanzen eine negative Spannung in Gefässen sich ausbildet, so kehrt doch leicht, und sehr gewöhnlich schon während feuchter Nächte, der Blutungsdruck zurück. Es ergibt sich dieses für Aroiden, Impatiens, Gräser u. a. aus dem Hervortreten von Wassertropfen an Blattzähnen oder an anderen bestimmten Stellen der Blätter, da dieses Hervortreten nur dann eintritt, wenn Wasser mit einer gewissen Kraft in das Innere der Pflanze gepresst wird. Doch nicht alles Hervortreten von Wasser ist an die Existenz eines Blutungsdruckes gekettet, denn die Nektarien scheiden auch dann noch Wasser aus, wenn in der Pflanze ein nicht unerheblicher Wassermangel besteht. Hier veranlassen nämlich lösliche Körper durch ihre osmotische Wirkung ein Hervortreten von Wasser, welches ja überall da stattfinden muss, wo ein Gewebe einseitig mit einem osmotisch wirksamen Körper in Contact kommt. Auch der Blutungsdruck ist eine osmotische Leistung, welche indess im näheren noch nicht auf ihre Ursachen genügend zurückgeführt wurde.

Wie Fortschaffung innerhalb der Zellwand und von Zelle zu Zelle zusammengreifen und wie Blutungsdruck bei der Wasserversorgung mitwirkt, ist im Allgemeinen durch das Gesagte gekennzeichnet. Auch ergibt sich unmittelbar, dass diese Faktoren nicht nur nach spezifischen Eigenschaften von Pflanzen und Pflanzentheilen, sondern auch nach äusseren Verhältnissen eine relativ ungleiche

Bedeutung haben. Der Blutungsdruck ist ohnedies in den meisten Fällen nicht vorhanden und verholzte Elementarorgane, welche insbesondere dazu bestimmt sind, das in Wandungen imbibirte Wasser auf weite Strecken zu befördern, kommen wesentlich nur den Gefässpflanzen zu. Doch auch in diesen wird im parenchymatischen Gewebe der Rinde oder in einem aus aneinandergereihten Zellen gebildeten Haare ein Uebergang des Wassers von Zelle zu Zelle immer mitwirken, und schwerlich wird die Spitzenzelle eines Haares oder eines in die Luft ragenden Pilzfadens Wasser zugeführt erhalten, welches sich nur in Zellwandungen bewegte.

Der Blutungsdruck vermag Wasser nur bis auf eine gewisse Höhe und nicht entfernt bis in die Gipfel der Bäume zu treiben, weil mit der Saftfülle im Innern des Stammes eine drückende Wassersäule besteht, welche bei einem gewissen Drucke ebensoviel Wasser aus den Wurzeln der Pflanze hervortreibt, als der wie eine Pumpe wirkende Blutungsdruck hereinzuschaffen vermag. Wenn aber eine solche Ueberfülle von Wasser nicht vorhanden ist, oder sogar ein gewisser Wassermangel existirt, so fehlt auch eine solche durch ihren Druck das Wasser aus den Wurzeln treibende Wassersäule, da sowohl das in den Zellwänden imbibirte, als auch das in lebendigen Zellen befindliche Wasser durch molekulare Kräfte festgehalten wird, welche von den Micellen organisirter Substanz und im Inhalt der Zellen ausserdem von gelösten Stofftheilchen ausgehen, die unter den gegebenen Verhältnissen ansehnliche osmotische Leistungen zu Stande bringen. So festgehalten drückt die eine Micelle umkleidende Wassersphäre ebensowenig auf die benachbarten Wassersphären, wie etwa Kugeln, welche an die Wand genagelt sind und deren abwärts ziehendes Gewicht, auch wenn die Kugeln bis zum Berühren genähert sind, von dem festhaltenden Nagel getragen wird. In der einzelnen Zelle lastet allerdings auf der erdwärts gewandten Wandung ein der Höhe der Flüssigkeitssäule entsprechender Mehrdruck, doch eben weil die Zellwände den Druck tragen, und übrigens das Wasser im Innern durch osmotische Kräfte fest gehalten wird, hat in einer Kette übereinandergestellter Zellen die unterste Wandung keinen höheren Druck auszuhalten, als die erdwärts schauende Wandung der obersten Zelle, vorausgesetzt dass alle Zellen vollkommen gleichartig sind, und sie nicht mehr Wasser enthalten, als unter den gegebenen Verhältnissen durch osmotische Kräfte thatsächlich festgehalten wird.

Bei solcher Fortschaffung ist (cet. paribus) immer gleiche Arbeit für gleichgrosse Hebung eines Wassertheilchens nöthig, gleichviel ob der Transport im Gipfel des Baumes oder an dessen Basis geschieht. Zur Versinnlichung dieser übrigens einfachen Sache lasse man eine Kette von Arbeitern in gleicher gegenseitiger Entfernung auf Leitersprossen übereinandergestellt und damit beschäftigt sein, die zum Bau eines Hauses bestimmten Backsteine durch Zuwerfen in die Höhe zu schaffen. Dann wird ein jeder Mann dieselbe Arbeit zu leisten haben, um einen Backstein zu dem nächsthöheren Arbeiter zu befördern, gleichviel ob er hoch oder tief auf der Leiter postirt ist. Ganz anders aber liegt die Sache, wenn eine continuirliche und auf die Unterlage drückende Wassersäule vorliegt, denn um eine solche eine gewisse Strecke in die Höhe rücken zu machen, bedarf es um so grösserer Kraft, je höher die zu bewegende Wassersäule ist. Diese Ueberlegungen zeigen leicht, dass an sich keine beson-

ders grosse Bewegungskraft nöthig ist, um ein Wassertheilchen bis in den Gipfel eines Baumes zu schaffen, und nicht in dem Transport bis dahin, sondern in der Ausgiebigkeit dieser Wasserbewegung liegt das Merkwürdige und Schwierige dieses mechanischen Problemes. Uebrigens ist im Kap. I dieses Buches mitgetheilt, mit welcher gewaltigen Kraft insbesondere imbibirtes Wasser festgehalten wird und wie mit sinkendem Wassergehalt die Anziehungskraft zum Wasser zunimmt, folglich auch mit der Transpiration die Bewegungskraft gesteigert wird.

Wenn auch bereits durch Malphigi, Mariotte, Woodward[1]) mancherlei Thatsachen über die Wasserbewegung bekannt wurden, so war es doch Stephan Hales[2]) vorbehalten, durch seine meisterhaften Untersuchungen die Basis zu schaffen, auf welcher wir heute noch fussen. Insbesondere erkannte Hales, dass in transpirirenden Pflanzen eine von den Blättern ausgehende saugende Wirkung die Ursache der Wasserbewegung ist, und dass im Holzkörper das Wasser fortgeleitet wird. Auch hat unser Autor Blutungsdruck als ungenügend, um hohe Bäume mit Wasser zu versorgen, erkannt. Nachdem Dutrochet[3]) alle Wasserbewegung durch Osmose zu erklären versucht hatte, finden wir eine in den Hauptzügen richtige Darstellung der Wasserbewegung bei Meyen[4]). Der Antheil, welchen andere Autoren an dem Ausbau einzelner Zweige unseres Themas haben, wird in den entsprechenden Paragraphen mitgetheilt werden.

Abschnitt I. **Der Wassertransport in der transpirirenden Pflanze.**

§ 21. Die ausgiebigste Wasserbewegung in der Pflanze, welche hier zunächst näher beleuchtet werden soll, dient dazu, den durch Transpiration herbeigeführten Wasserverlust zu decken, und ist unabhängig vom Blutungsdruck, auf welchen deshalb in folgendem keine Rücksicht genommen wird. Die allgemeinsten Ursachen dieser Wasserbewegung sind dadurch gegeben, dass Zellwände durch Imbibitionskraft oder Zellinhalte durch osmotische Wirkung Wasser an sich reissen, und dieserhalb können wir auch diese gegen Anziehungscentra gerichtete Wasserbewegung centripetale oder durch Saugung erzeugte Wasserbewegung nennen. In den Landpflanzen wird hauptsächlich durch die Transpiration, durch Entreissung von Wassermolekülen aus Zellwandungen, die treibende Kraft erzeugt, indess vermögen natürlich auch andere Ursachen, wie z. B. die Volumzunahme von Zellen centripetale Wasserbewegung zu erzielen, welche also in submersen und nicht transpirirenden Pflanzen ebenfalls in Betracht kommt.



Fig. 18.

Die saugende Wirkung, welche ein transpirirender Zweig geltend macht, lässt sich durch die Hebung von Quecksilber leicht veranschaulichen. In Fig. 18

---

1) Vergl. Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 499. Auch Treviranus, Physiologie, 1835, Bd. I. p. 300.

2) Statik der Gewächse, 1748.

3) Mémoires, Brüssel 1837, p. 201.

4) Pflanzenphysiologie, 1838, Bd. 2, p. 50 u. 55.

steigt das Quecksilber in dem Maasse, als Wasser von der Pflanze aufgenommen wird, und wenn man Zweige von Holzpflanzen verwendet, wird nicht selten das Quecksilber um 10—30 cm höher im Schenkel *a* als im Schenkel *b* stehen, bis endlich das Durchsaugen von Luft durch die Pflanze dem Versuche ein Ende macht. Höher noch erhebt sich gewöhnlich das Quecksilber, wenn durch Einsetzen von Manometern in den Holzkörper das relativ leichtere Durchsaugen von Luft durch das Intercellularsystem vermieden wird. Hartig[1] konnte an Manometern, welche in das Holz von Bäumen vermittelst Bohrlöchern eingesetzt waren, beobachten, dass beim Ahorn die Saugkraft der Hebung einer Quecksilbersäule von 76 cm gleich kam. Derartige Versuche gelingen auch mit krautigen Pflanzen, deren Welken einigermassen zu vermeiden ist, indem, aus noch später mitzutheilenden Gründen, die Schnittfläche unter Wasser hergestellt wird und keinen Augenblick mit Luft in Contact kommt. Hales[2], welcher derartige Versuche zuerst anstellte und richtig interpretirte, zeigte auch, dass die Transpiration die Ursache ist, und demgemäss die saugende Wirkung durch Entfernung der Blätter auf einen geringen Werth herabgedrückt wird. Es ist ferner leicht nachzuweisen, dass ein beblätterter Zweig, welcher zuvor mit Wasser sich sättigen konnte, überhaupt keine Erhebung des Quecksilbers erzielt, sofern eine Verdampfung von Wasser verhindert wird.

Diese Saugkraft erstreckt sich aber bis in die Wurzeln und dem entsprechend saugt nach Decapitiren des Stammes der stehen gebliebene Stumpf oder auch eine abgeschnittene Wurzel durch die Schnittfläche eine erhebliche Menge Wasser auf, bis endlich in dem aufgesetzten Rohr das Fallen des Wassers aufhört und durch den Blutungsdruck ein Steigen veranlasst wird. Diese Erfahrungen lehren ferner, dass die durch das Phänomen des Blutens in die Pflanze geschafften Wassermengen nicht entfernt ausreichen, um eine nur mässig transpirirende Landpflanze mit Wasser zu versorgen. Das ergibt sich auch aus dem Vergleich der Wassermengen, welche eine Pflanze verdampft, mit den Mengen, welche der Stammstumpf ausscheidet. Hofmeister[3] fand u. a., dass eine Topfpflanze von Urtica urens in 24 Stunden 9 grm Wasser verdampfte, während nach dem Abschneiden der Pflanze der blutende Stammstumpf derselben Pflanze nur etwa $^1/_9$ jener Wassermenge in gleicher Zeit ausschied. Aehnliche Resultate erhielt auch Sachs[4], als er die Blutungsmenge mit der Quantität Wasser verglich, welche der mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Spross aufnahm.

Die erwähnten Thatsachen, dass eine Pflanze nur dann saugend wirkt, wenn sie nicht mit Wasser gesättigt ist, lehren sogleich, dass die Kräfte, welche über-

---

1) Bot. Ztg. 1861, p. 17. u. 1863, p. 280. Ueber die an den angeführten Zahlenwerthen anzubringenden Correctionen vgl. Höhnel, Ueber den negativen Druck der Gefässluft 1876, p. 6.

2) Statik der Gewächse 1748, p. 26, 49 u. s. w. — Solche Versuche wurden u. a. auch angestellt von Duhamel, Meyen (Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 70), Unger (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1864, Bd. 44, p. 8, d. Separatabz.) u. A. — Vgl. auch Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 77.

3) Flora 1862, p. 107.

4) Lehrbuch, III. Aufl. p. 598 und Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 288.

haupt Wasser in die Pflanze schaffen, also Imbibition und osmotische Wirkungen, auch die Ursache der Wasserbewegung sind. Da Imbibition der Zellwand und osmotische Spannung in der lebenden Zelle in innigem Connexe stehen, müssen sie nothwendig in dem im vorigen Paragraphen gekennzeichneten Sinne zusammenwirken, wie das auch das Welken eines Blattes bei zu lebhafter Transpiration und die Wiederherstellung des turgescenten Zustandes bei relativ vermehrter Wasserzufuhr zeigt. Ebenso ist die Anfüllung wachsender Zellen mit wässeriger Flüssigkeit schon ein Beweis, dass osmotische Anziehungskraft die Ursache centripetaler Wasserbewegung wird. Wenn solche z. B. in submersen Pflanzen ohne Transpiration zu Stande kommt, kann sie auch ohne Wasseraufnahme von Aussen thätig sein, wenn in bestimmten Zellen die osmotische Anziehungskraft relativ gesteigert, und demgemäss anderen Zellen Wasser entrissen wird. So ist es u. a. bei Fettpflanzen, welche frei im Glascylinder aufgehangen sich monatelang halten können und neue Blätter entfalten, während die älteren einschrumpfen[1]. Ebenso entreisst ein austreibendes Auge einer frei liegenden Kartoffelknolle den Zellen dieser Wasser und bewirkt, dass von einem dem Triebe fernen Punkte aus die Knolle mehr und mehr einschrumpft, während der Trieb selbst straff erscheint[2]. Umgekehrt wird aber natürlich Wasser aus turgescenten Zellen herausgetrieben, wenn aus irgend welchen Ursachen die osmotische Kraft sinkt, wie das u. a. bei der Reizbewegung einer Mimosa der Fall ist, bei der die centrifugale Wasserbewegung sich durch die Fortpflanzung des Reizes von Gelenk zu Gelenk zu erkennen gibt.

Um gewelkte Zellen wieder straff zu machen und turgescente Zellen zum Welken zu bringen, muss in parenchymatischen Geweben das Wasser seinen Weg durch die Zellen oder innerhalb der Wandungen nehmen, und überhaupt ist es ja eine unerlässliche Bedingung, dass ein aus lebenden Zellen gebildetes Gewebe eine Fortbewegung von Wasser gestattet. Die Schnelligkeit aber, mit der sich das Wasser bewegt, ist von der Leitungsfähigkeit der entsprechenden Gewebe in hohem Grade abhängig, und der bevorzugten Leitungsfähigkeit in der Wandung verholzter Elementarorgane ist es wohl wesentlich zu verdanken, dass fast allein in dem Holzkörper der Bäume, Sträucher und auch krautigen Pflanzen das Wasser von den aufnehmenden Wurzeln zu den transpirirenden Blättern in der schon im vorigen Paragraphen gezeichneten Weise geschafft wird. Dass thatsächlich der Holzkörper die Fortschaffung von Wasser auf weite Strecken vermittelt, ist seit Hales durch mannigfache Experimente constatirt und ebenso hat die Erfahrung gezeigt, dass bei Anwendung von Druck das Wasser am leichtesten durch verholzte Gewebe filtrirt.

In dem Holzkörper muss die Wasserbewegung wesentlich innerhalb der Zellwandungen vor sich gehen, da auch da das zur Deckung des Transpirationsverlustes nothwendige Wasser im Holze sich bewegt, wo, wie z. B. bei den Coniferen, fast nur luftführende Tracheiden ein continuirliches Gewebesystem bilden[3].

---

1) Literaturangaben über dieses seit alter Zeit bekannte Experiment in De Candolle's Pflanzenphysiologie, übers. von Roper 1833, Bd. I, p. 176, und Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 511.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, I, p. 249.

3) Näheres bei de Bary, Anatomie 1877, p. 509.

Selbst wenn in einzelnen dieser Elemente neben Luft auch Wassertropfen sich einfinden, so bleibt doch immer nur die Bewegung in der Zellwand als der einzige zusammenhängende Weg übrig. In dem secundären Holz der Coniferen, welches keine Gefässe, sondern nur miteinander nicht offen communicirende Tracheiden besitzt, würde auch eine der Wandung adhärirende Wasserschicht immer wieder Zellwandungen durchwandern müssen, und zur Annahme, dass gerade eine solche Wasserbewegung besondere Bedeutung für den Wassertransport habe[1], ist um so weniger Grund, als in wasserarmem Holze eine derartige Wasserschicht wohl sicher nicht besteht. Auch hat Wiesner[2] durch freilich nicht ganz vorwurfsfreie Versuche gezeigt, dass eine Wasserbewegung auf der Fläche der Wandungen nicht von Bedeutung sein kann, indem Holzstücke, deren Gefässe mit Gummischleim oder mit Asphaltlack injicirt waren, gleichviel Wasser durch Transpiration verloren, wie gleiche Holzstücke, an denen diese Injektion nicht vorgenommen war.

Anderseits kann nicht bezweifelt werden, dass auch die verholzten Wandungen turgescenter Zellen in gleicher Weise wie die todter Elementarorgane gute Leitungswege für Wasser sind. Denn wenn das Holz neben den Gefässen aus nur lebenden Zellen aufgebaut ist (z. B. bei Cheiranthus Cheiri[3]), so wird wohl sicher nicht in den Gefässwandungen allein Wasser befördert werden. Ohne jede Bedeutung für die Wasserbewegung ist es freilich nicht, ob eine Zelle turgescent oder mit Luft erfüllt ist, welche, wie früher erörtert, in transpirirenden Pflanzen in Gefässen und wohl sicher auch in todten Zellen eine erhebliche negative Spannung besitzt. Ob die Leitungsfähigkeit selbst durch den gegen die Zellwandung ausgeübten osmotischen Druck[4] oder durch irgend welche andere mit der Turgescenz gegebene Ursachen beeinflusst wird, ist eine noch nicht geprüfte, a priori aber nicht zu beantwortende Frage. Dagegen ist es für die ganze Oekonomie der Wasserbewegung und Wasserversorgung wichtig, dass auch todte Elementarorgane des Holzes vermöge der negativen Spannung der eingeschlossenen Luft wie Saugpumpen wirken und deshalb, wenn das Holz nicht zu wasserarm ist, eine gewisse Menge von Wasser in sich hineinreissen, das sie wieder verlieren, wenn die verholzten Wandungen stärkere Imbibitionskraft in Folge verminderten Wassergehaltes geltend machen. Durch diese nach äusseren Verhältnissen wechselnde Aufnahme und Abgabe von Wasser wirken die luftführenden Elemente des Holzes als Regulatoren bei der Wasserversorgung[5], vielleicht in noch höherem Grade als turgescente Zellen, welchen das durch osmotische Kräfte gebundene Wasser zwar auch, doch nicht so leicht wie das in todten Elementen enthaltene Wasser entzogen werden kann.

Dass die Wasserbewegung in Stengeltheilen durch den Holzkörper vermittelt

---

1) Sachs, welcher diese Annahme machte (Lehrbuch 1873, III. Aufl., p. 591), hat dieselbe später (Ueber die Porosität des Holzes 1877, p. 5) selbst zurückgenommen.

2) Unters. üb. d. Bewegung d. Imbibitionswassers p. 5. Separatabz., aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I.

3) Vgl. de Bary, l. c. p. 510.

4) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 217.

5) Siehe auch Sachs, Arbeiten d. Botan. Institutes in Würzburg 1879, Bd. II, p. 317, u. Höhnel, Jahrb. f. wiss. Bot. 1879, Bd. 12, p. 100.

wird, geht evident aus Experimenten hervor, wie sie seit Hales[1] durch Duhamel[2], Knight[3], Cotta u. A. vielfach wiederholt wurden. Während nämlich die Blätter am Zweige einer Holzpflanze sich straff erhalten, wenn die Rinde so abgeschält und das Mark so entfernt wird, dass nur der Holzkörper in Berührung mit Wasser ist, tritt sehr bald Welken ein, wenn das Holz oberhalb der Schnittfläche weggenommen wird und nur die zurückbleibende Rinde in Wasser taucht. Zu gleichem Resultate führt es auch, wenn an Aesten, die in Verband mit der Mutterpflanze stehen, die Communication des Holzes, resp. der Rinde und des Markes, durch entsprechende Operationen unterbrochen wird. Jedenfalls ist also die Rinde höchstens fähig, den transpirirenden Organen eine sehr geringe Zufuhr von Wasser zu vermitteln, und nach Cotta[4] sollen sogar abgeschnittene und frei an der Luft liegende Weidenzweige ebenso schnell welken als Zweige, deren stehen gebliebene Rinde eine Verbindung mit der Mutterpflanze unterhält. Es sind also auch die verholzten Bastzellen der Rinde zum Transport von Wasser nicht sehr befähigt, da obiges Resultat auch mit Pflanzen erhalten wird, in denen, wie z. B. in der Linde, der Bast sehr entwickelt ist.

Durch entsprechend angebrachte Unterbrechungen wurde bereits von den genannten Autoren nachgewiesen, dass Kernholz mit höherem Alter seine Leitungsfähigkeit einbüsst[5], übrigens mässig altes Holz gut leitet, da nach Entfernung des Splintes ein Welken nicht eintritt. Auch zeigten schon Hales (p. 77) und Duhamel (p. 240), dass Wasser in einer der normalen entgegengesetzten Richtung gut geleitet wird, indem Zweige frisch blieben, wenn sie mit der abgeschnittenen Spitze in Wasser gestellt waren. Ebenso erhielt sich ein Baum frisch, dessen Stamm über dem Boden abgesägt wurde, nachdem ein Ast mit einem anderen Baum verwachsen war, obgleich auch hier das zugeführte Wasser innerhalb des Astes von der Spitze nach der Basis sich bewegen musste[6]. Ferner stellten die obengenannten und andere Forscher Experimente an, aus denen hervorgeht, dass ein Wassertheilchen sich nicht nur parallel mit der Längsachse des Stengels, sondern auch in schiefer Richtung zu bewegen vermag. Es wurde nämlich durch zwei, je bis über die Mitte des Stammes gehende und von zwei entgegengesetzten Seiten, übrigens in ungleicher Höhe angebrachte Einkerbungen die geradlinige Bewegung unmöglich gemacht, und da auch dann noch die transpirirenden Zweige mit Wasser versorgt wurden, so war damit die seitliche Bewegung von Wassertheilchen erwiesen. — Bei krautigen Dicotyledonen lässt sich in gleicher Weise durch Unterbrechungen der Holzkörper als die Bahn der Wasserbewegung im Stengel nachweisen, und schon dieserhalb dürfen wir demselben auch bei Monocotyledonen und überhaupt in Pflanzen die gleiche Bedeutung zuweisen, bei denen des anatomischen Baues halber derartige Experimente nicht wohl auszuführen sind. Auch ist es bemerkenswerth, dass submerse Pflanzen im Allgemeinen eine geringe Entwicklung verholzter Elemente besitzen.

Zur Ermittlung der Bahnen der Wasserbewegung (Saftbewegung) wurde seit Magnol (1709) und de la Baisse (1733) von sehr vielen Forschern das Aufsaugen farbiger Lösungen, oder späterhin auch solcher Stoffe verwandt, deren Verbreitung in der Pflanze durch ein Reagens leicht nachzuweisen war[7]. Indess kennzeichnet die Verbreitung von Farbstoffen nicht so unmittelbar die Wege, welche das Wasser nimmt, weil einmal das Wasser thatsächlich weit vorauseilen kann, und Farbstoffe da sich anhäufen, wo Zellwände dieselben

1) Statik der Gewächse, 1748, p. 76, 81.

2) Naturgeschichte der Bäume, 1765, Bd. 2, p. 234.

3) Philosophical Transactions, 1801, II, p. 357.

4) Naturbeobachtungen üb. d. Bewegung d. Saftes, 1806, p. 7.

5) Knight l. c. p. 349; Dutrochet, Mémoires Brüssel 1837, p. 192.

6) Versuche von Rauwenhof (Archives néerlandaises, 1868, Bd. III, p. 339), nach welchen bei Einpressen von Wasser dieses sich im Stamm schneller von der Basis gegen die Spitze bewegen soll, als in umgekehrter Richtung, bedürfen wohl noch spezieller Nachprüfung, um so mehr, da Unger (Weitere Untersuchungen über die Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 7, Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., Bd. 58, Abth. I) entweder keinen Unterschied, oder bald die acropetale, bald die basipetale Richtung bevorzugt fand.

7) Literatur vgl. Treviranus, Physiologie, Bd. I, p. 285. Sachs, Geschichte der Botanik, 1875, p. 522. — Vielfache derartige Versuche neueren Datums unterlasse ich anzuführen.

aufspeichern. Das thun nun gerade vielfach verholzte Elementarorgane, und so erklärt sich, warum Sachs[1] ausser den Holzzellen auch die vereinzelt im Mark liegenden Steinzellen von Annona ovata gefärbt fand, als er einen abgeschnittenen Zweig dieser Pflanze einige Tage in einer Lösung von schwefelsaurem Anilin hatte stehen lassen, während die Wandungen der anderen Markzellen, durch welche doch die gefärbte Lösung nothwendig den Weg nehmen musste, keine Färbung zeigten. Immerhin können diese Experimente mit Farbstoffen soviel demonstriren, dass in den Fibrovasalsträngen eine lebhafte Wasserbewegung vor sich geht. Stellt man nämlich zwei gleichartige Pflanzen mit ihren Schnittflächen in gefärbtes Wasser und verhindert man durch Ueberdecken mit einer feuchten Glocke bei einer Pflanze die Transpiration, so ist in dieser nach einigen Stunden der Farbstoff nur auf eine kleine Strecke eingedrungen, während derselbe in der transpirirenden Pflanze, in welcher er von der Wasserströmung mitgerissen wurde, weit hinauf im Stengel innerhalb der Gefässbündel verfolgt werden kann. Zur Demonstration eignen sich die durchsichtigen Stengel von Impatiens noli tangere, in denen bei Anwendung einer Lösung von Anilinblau das Vorrücken des Farbstoffes unmittelbar verfolgt werden kann. Ebenso kann man schön wahrnehmen, wie die Gefässbündel tingirt werden, wenn weisse Blüthen, z. B. von Lilium candidum, mit ihrem Stiele in die farbige Lösung gestellt werden, indem dann die Nerven der Blumenblätter nach einiger Zeit blau gefärbt hervortreten.

Filtration unter Druck. Zu analogen Resultaten führen auch Experimente, in denen vermittelst Drucks Wasser durch Stengeltheile gepresst wurde, d. h. die sehr bevorzugte Leitungsfähigkeit verholzter Elementarorgane macht sich hier dadurch geltend, dass das filtrirende Wasser aus dem Holzkörper allein oder fast ausschliesslich hervorkommt. Uebrigens muss beachtet werden, dass derartige Filtrationsversuche nicht unter allen Umständen direkt mit den Erfolgen verglichen werden dürfen, welche bei Wasserbewegung durch saugende Wirkung erzielt werden, denn in jenen wird durch Gefässe und enge Capillaren gleichfalls Wasser gepresst, und auch bei Mangel von Gefässen hat doch die Füllung der Zellen mit Wasser Bedeutung für die Fortbewegung dieses. Derartige Filtrationsversuche sind vielfach, namentlich aber in kritischer Weise durch Sachs[2] angestellt worden, welcher vorzugsweise mit Nadelhölzern experimentirte, denen im secundären Holze Gefässe abgehen, und deren luftführende Tracheiden nicht offen miteinander communiciren. Insbesondere wurden Hölzer verwandt, welche, wie das der Weisstanne (Abies pectinata), im Holze keine Harzgänge besitzen. Das Wasser wurde in diesen Versuchen, wie auch in Experimenten anderer Forscher, einfach vermittelst Druck in die eine Querschnittsfläche eines ganzen Stengelstückes oder eines entsprechend hergestellten Holzcylinders getrieben, und der Ort des Hervortretens an der anderen Schnittfläche, resp. die Menge des hervortretenden Wassers durch Wägen oder Messen bestimmt.

Die von Sachs mit Taxus baccata und Abies pectinata ausgeführten Experimente (p. 299) ergaben übereinstimmend, dass bei Anwendung des Druckes einer Wassersäule von 160 cm Höhe nur das Splintholz, nicht aber das Kernholz und ebensowenig Mark und Markkrone Wasser durchliessen[3]. Dem entsprechend begann die Filtration, welche nach einiger Dauer des Versuches sehr abnahm, sogleich wieder lebhaft zu werden, wenn allein vom Splinte eine Lamelle abgetragen und somit eine frische Schnittfläche hergestellt wurde. Ferner wurden durch Anwendung von aufgeschwemmtem Zinnober die bei der Filtration thätigen Holzpartien ermittelt, indem dieser, ebenso wie auf einem Filter, da am reichlichsten abgesetzt wurde, wo am meisten Wasser in den Holzkörper drang.

Durch obige und andere Hülfsmittel wurde auch festgestellt, dass durch das Frühjahrsholz der Nadelhölzer Wasser leicht filtrirt, das Herbstholz aber nur in geringem Grade

---

1) Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg, 1878, Bd. II, p. 150.

2) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 285. Vorläufige Mittheilung: Ueber die Porosität des Holzes, 1877. Separatabz. aus d. Verhdlg. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg.

3) Für Pinus sylvestris und für verschiedene Laubhölzer wurde die geringe Leitungsfähigkeit des Kernholzes constatirt von Dassen (Froriep's neue Notizen u. s. w., N. F. 1846, Bd. 39, p. 149).

durchlässig ist. Eine geringere Permeabilität des Herbstholzes nahm übrigens schon Unger[1]) auf Grund von Experimenten mit Laubhölzern an. Dieser Forscher brachte auf die Schnittfläche eine erwärmte Mischung aus Wachs und Terpentin, und nachdem diese einige Linien weit in die Gefässe eingedrungen und erkaltet war, wurde, um die Zellwandungen zu entblössen, eine dünne Scheibe abgetragen. Als nun Wasser durch eine Wassersäule von 1 bis 2 Fuss eingepresst wurde, kam dieses zuerst aus den jüngeren, an das Mark grenzenden Holzpartien zum Vorschein. Die auch bei centripetaler Wasserbewegung bessere Leitungsfähigkeit des Frühlingsholzes geht aus Experimenten Wiesner's[2]) hervor. Dieser schnitt gleiche Würfel aus demselben Fichtenholz, verklebte alle Flächen dieser Würfel bis auf die Querschnittsfläche mit leicht schmelzbarem Siegellack und überzog nun an der freien Fläche eines der Würfel möglichst alles Frühlingsholz, am anderen möglichst alles Herbstholz mit Asphaltlack. Wie dann durch Wägung bestimmt wurde, verlor unter gleichen Bedingungen derjenige Würfel am wenigsten Wasser durch Transpiration, an welchem das Herbstholz mit Asphaltlack bedeckt war. Ebenso vermochte Wiesner (p. 34) durch das schnellere Aufsteigen von Lithionlösung die bessere Leitungsfähigkeit des Frühlingsholzes zu ermitteln.

Nach den mitgetheilten Versuchen sind also die Elemente des Holzkörpers durchaus nicht alle gleich gut zur Fortbewegung von Wasser geeignet, und vermuthlich gilt dieses nicht nur für Tracheiden und Zellen, sondern auch für Gefässe, von denen es nicht direkt ermittelt ist, in wie weit ihre Wandungen bezüglich der Leitungsfähigkeit sich analog verhalten. Die Erfahrungen über das Kernholz lehren auch, dass mit dem Alter die Leitungsfähigkeit sich ändert, und ebenso nimmt diese ziemlich schnell beim Filtriren von Wasser an Schnittflächen ab. Schon Hales[3]), Brücke[4]) u. A. erkannten, dass die Abnahme des Wasserausflusses beim Bluten von einer verminderten Leitungsfähigkeit herrührt, und constatirten, dass diese zunächst an und in der Nähe der Schnittfläche sich geltend macht, indem das Hinwegschneiden eines einige Centimeter langen Stückes genügte, um wieder einen lebhaften Ausfluss zu erzeugen. Eben dieses trifft bei Filtration zu[5]), und die Beschleunigung dieser Abnahme durch trübes Wasser zeigt zur Genüge, dass es sich hier um ähnliche Verstopfungen handelt, wie sie jedes Filter darbietet. Auch bei Anwendung des reinsten Wassers tritt Verstopfung ein, weil einmal schleimige und andere Stoffe aus dem Holze austreten und bald Bacterien sich einfinden[6]). Uebrigens erklärt sich die anfangs zuweilen etwas gesteigerte Filtration nach Höhnel (p. 309) durch die Injektion zuvor luftführender Räume mit Wasser. Als Beispiel sei hier ein Versuch von Sachs (l. c. p. 300) angeführt, welcher mit einem cylindrischen Stammstück von Taxus baccata angestellt wurde, das 70 mm lang war und einen Durchmesser von 29 mm hatte. Unter dem Drucke einer Wassersäule von 160 cm filtrirten in den 4 ersten Stunden pro Stunde 16,2 ccm, in den folgenden 5 Stunden pro Stunde 10 ccm und in weiteren 14 Stunden im Mittel 2,9 ccm. Nachdem dann an der Eintrittsstelle des Wassers eine Querscheibe von ungefähr 0,5 mm Dicke weggeschnitten war, betrug das Filtrat in der ersten Stunde 31,5 ccm, um weiterhin wieder schnell abzunehmen. — Wie auch das Austrocknen von holzigen Pflanzentheilen die Leitungsfähigkeit sehr vermindert, wurde von Dassen (l. c. p. 150) u. A. festgestellt, und fernerhin werden wir noch kennen lernen, dass bei krautigen Pflanzen schon eine momentane Berührung des Querschnittes mit Luft ausreicht, um die Wasseraufnahme sehr herabzudrücken.

Die hohe Leitungsfähigkeit für Wasser ist eine spezifische Eigenschaft verholzter Zellwandungen. Es geht dieses aus dem Mitgetheilten im Verein mit der Thatsache hervor, dass die Zellwandungen vielfach in unzweifelhafter Weise die Wege für die

---

1) Weitere Unters. üb. d. Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 16. Separatabz. aus Sitzungsber. d. Wiener Akad. 12. Nov. 1868, Bd. 58, Abth. I. — Nach Unger filtrirte auch Wasser ziemlich reichlich aus den Bastzellen, doch bedarf dieses wohl kritischer Prüfung, da selbst an Bastzellen reiche Rinde einen transpirirenden Zweig nicht mit Wasser zu versorgen vermag.

2) Unters. üb. d. Bewegung des Imbibitionswassers im Holze, 1875, p. 31. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. (15. Juli 1875), Bd. 72, Abth. I.

3) Statik d. Gewächse, 1748, p. 71.

4) Annal. d. Physik u. Chemie, 1844, Bd. 63, p. 187.

5) Vgl. z. B. Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. 2, p. 300. Horvath, Beiträge zur Lehre v. d. Wurzelkraft, 1879, p. 16, 35 u. a.

6) Höhnel, Bot. Ztg., 1879, p. 302.

Wasserbewegung sind. Die bedeutende Leitungsfähigkeit ist indess nicht schlechthin an die Verholzung gekettet, da ja Herbstholzzellen viel weniger gut zum Transport von Wasser geeignet sind, und Holzwandungen die Durchlässigkeit mit dem Alter einbüssen. So sind wir denn in der That nicht im Stande, gerade die spezifische Qualität der Zusammensetzung und des molekularen Aufbaues anzugeben, welche die Leitungsfähigkeit der Wandung bedingt. So viel lässt sich indess sagen, dass keineswegs eine höhere Quellungsfähigkeit auch eine höhere Leitungsfähigkeit mit sich bringt. Denn gerade die Holzwandungen nehmen relativ wenig Wasser auf (nach Sachs etwa die Hälfte ihres Volumens), während u. a. die sehr quellungsfähigen Stämme von Laminaria das Wasser sehr schlecht leiten, so dass in Luft ragende Theile austrocknen und in trockenem Zustand in Wasser eingestellte Laminaria selbst unmittelbar über dem Wasserspiegel kaum oder gar nicht quillt (Sachs l. c. p. 315); auch sind die relativ quellungsfähigeren Wandungen des Collenchyms thatsächlich zur Fortbewegung von Wasser nicht sehr geeignet. Unter solchen Umständen lässt sich auch nicht sagen, ob etwa die gallertartige Schicht, welche ziemlich häufig die Innenwandung der Holzfasern bildet[1], das Wasser leicht oder schwierig leitet. Unmöglich ist es natürlich nicht, dass gelegentlich auch unverholzte Zellwandungen Wasser gut leiten. Möglich, dass solches in den in dieser Beziehung nicht genügend untersuchten reizbaren Staubfäden von Berberis vorkommt[2]).

Leitungsfähigkeit in verschiedener Richtung. Die vorhin erwähnten Versuche mit zwei von entgegengesetzter Seite aus angebrachten Einkerbungen zeigen, dass die Holzzellwand auch in querer Richtung reichlich Wasser zu leiten vermag. Immerhin scheinen nach verschiedenen Beobachtungen längsgestreckte Elementarorgane in longitudinaler Richtung, also in der Richtung, nach welcher die Quellung am geringsten ist, leitungsfähiger zu sein, als in transversaler Richtung. Indess sind die bezüglichen Experimente nicht so maassgebend, dass man bereits, wie Wiesner[3]) thut, diese bevorzugte Leitung in Richtung der Längsachse als allgemeines Gesetz aussprechen darf, und ebenso ist noch nichts darüber zu sagen, ob etwa die Länge der Elementarorgane deshalb von Bedeutung ist, weil ein Wassertheilchen jetzt seltener, um gleiche Weglängen zurückzulegen, aus der Wandung einer Zelle in die Wandung einer anderen Zelle übergehen muss. Die Versuche, nach welchen auf bevorzugte Leitung in der Längsrichtung zu schliessen ist, sind sämmtlich mit Holzmassen angestellt und eben deshalb nicht einwurfsfrei, wenn es sich um Schlüsse auf die Zellwand handelt. Ich erinnere nur daran, dass die Markstrahlen bedeutungsvoll eingreifen können und die Fortbewegung vom Centrum des Stammes nach dessen Peripherie durch die schwer permeablen Lagen von Herbstholz gehemmt werden muss.

Versuche über die Leitungsfähigkeit von Hölzern nach verschiedenen Richtungen wurden bereits von Nördlinger und in jüngerer Zeit von Wiesner[4]) ausgeführt, welcher gleichfalls aus der von einer Fläche verdampfenden Wassermenge auf die Leitungsfähigkeit schloss. Ich beschränke mich hier darauf, das Resultat mitzutheilen, welches Wiesner erhielt, als er Holzwürfel bis auf die Fläche, deren Transpiration bestimmt werden sollte, mit Klebwachs oder leicht schmelzbarem Siegellack umgab. Bei allen Hölzern war, entsprechend einer geförderten Leitung in der Längsrichtung des Stammes, der Wasserverlust am grössten, wenn die freigebliebene Fläche eine Querschnittsfläche (Hirnfläche) war. Bezüglich der Tangentialfläche (Wölbfläche) und Radialfläche (Spiegelfläche) verhielten sich die Holzarten verschieden, indem die gewonnenen Resultate für einige eine leichtere Wasserbewegung in radialer, für andere in tangentialer Richtung anzeigten. Gleiche Resultate wurden von Wiesner auch erhalten, als ein Holzwürfel gleichzeitig nach allen drei Richtungen Wasser abzugeben hatte, das in den fraglichen Experimenten für jede Fläche gesondert durch Chlorcalcium aufgenommen und dem Gewichte nach bestimmt wurde. Die Versuche Wiesner's ergeben ferner, dass mit sinkendem Wassergehalt die Transpiration an der Hirnfläche relativ am meisten abnimmt, so dass diese Fläche in wasserarmem Holz weniger als Wölbfläche oder Spiegelfläche verdampft.

---

1) De Bary, Anatomie, 1877, p. 497. 2) Vgl. Pfeffer, Physiolog. Unters., 1873, p. 158.

3) Untersuch. üb. d. Bewegung des Imbibitionswassers u. s. w., 1875, p. 26 u. 36. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad., 1875, Bd. 72, Abth. I.

4) Ebenda p. 10.

Bei Versuchen, in denen Wasser unter Druck filtrirt wurde, fand Sachs[1], dass Nadelhölzer insbesondere in radialer Richtung wenig Wasser durchlassen. Einmal und wesentlich ist dieses durch die geringe Leitungsfähigkeit der Herbstholzlagen bedingt, und zweifellos würden ohne Existenz der Markstrahlen die gewonnenen Werthe noch geringer ausgefallen sein. Ferner erleichtern offenbar die nur nach der Radialfläche hin vorhandenen Tüpfel, vermöge der sie verschliessenden dünnen Wandung, die Filtration in dieser und auch in longitudinaler Richtung.

Vermöge der schlechten Leitungsfähigkeit des Herbstholzes wird thatsächlich die Fortschaffung des Wassers in jeder einzelnen Lage Frühlingsholz ziemlich unabhängig vor sich gehen. Der Verkehr zwischen dem Frühlingsholz benachbarter Jahresringe würde noch mehr gehemmt sein, wenn nicht eine gewisse Communication die Markstrahlen herstellten, welche nach Wiesner in radialer Richtung Wasser am besten fortleiten sollen. Ebenso ist auch die Ueberführung von Wasser aus dem Holzkörper in die Rinde dann erleichtert, wenn gerade eine Lage Frühlingsholz an das Cambium angrenzt. Derartige mehr oder weniger weitgehende Einengungen einer Wasserbewegung in eine bestimmte Bahn sind übrigens durch weniger leitungsfähige Parenchymlagen, Korkschichten, verkorkte Endodermis und andere Verhältnisse in mannigfach verschiedener Weise in jeder Pflanze gegeben. Um die in einer bestimmten Pflanze sich abspielende Wasserbewegung auf ihre Ursachen zurückzuführen, müssten natürlich immer auch diese Verhältnisse mit in Betracht gezogen werden.

In jedem Falle ist soviel gewiss, dass nur vermöge der grossen Leitungsfähigkeit verholzter Elemente, die innerhalb des Stammes auf enge Bahn eingeengte Wassermenge zu passiren vermag, welche eine belaubte Landpflanze bedarf, und dass ohne diese gute Leitungsfähigkeit unvermeidlich die Pflanze welken und zu Grunde gehen würde, trotz der mit dem Wasserverlust sich immer steigernden gewaltigen Betriebskraft, welche in Imbibition der Wandungen und in den osmotischen Leistungen der Zellinhalte gegeben ist. Diese Leitungsfähigkeit geeigneter verholzter Elemente ist in der That sehr gross, wie schon aus den mitgetheilten Thatsachen und ferner aus einem von Sachs[2] angegebenen Versuche hervorgeht. Wird auf die obere Querschnittsfläche eines vertikal gehaltenen Holzcylinders ein Wassertropfen gesetzt, so wird dieser sogleich eingesogen und unmittelbar darauf tritt aus der abwärts gekehrten Schnittfläche ein Wassertropfen hervor, auch wenn ein Stammstück von 1 m Länge zum Versuche genommen wurde; beim Umkehren des Cylinders wiederholt sich sogleich dieses Phänomen. Damit dieser Versuch gelingt, muss das Holz nicht wasserarm sein, doch ist bemerkenswerth, dass dieses Experiment schon mit unvollkommen gesättigtem Holz gelingt.

Wenn Nägeli und Schwendener[3] Imbibition und osmotische Wirkung für unzureichend halten, um die genügende Menge Wasser in eine Pflanze zu schaffen, so kann man ihre Argumentation schon deshalb nicht gelten lassen, weil sie auf Capillarsysteme basirt ist, wie sie in der Pflanze nicht gegeben sind. Uebrigens ist im vorigen Paragraphen auseinandergesetzt, dass es unter den gegebenen Verhältnissen Betriebskräfte von übermässiger Intensität nicht bedarf, um mit Hülfe des so vortrefflich leitungsfähigen Holzkörpers die Wasserversorgung zu vermitteln. Wenn auch den im Organismus gebotenen Verhältnissen nicht völlig Rechnung getragen wird, so kann doch immerhin für den Anfänger zur Demonstration, wie Transpiration das Nachsaugen vermittelt, ein Gypspfropf dienen, in welchen der eine Schenkel eines U-Rohres, etwa wie der Stiel eines Agaricus in den Hut, eingelassen ist, während das Fallen des Wassers im anderen Schenkel den Wasserverbrauch in dem zuvor wassergesättigten Gypspfropf anzeigt.

---

1) Arbeiten d. Botan. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. 2, p. 298. — Solche Filtrationsversuche sind auch angestellt von Unger (Weitere Untersuch. üb. d. Bewegung des Pflanzensaftes, 1868, p. 8. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad., Bd. 58, Abth. I) und Nägeli und Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385.

2) Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg, 1879, Bd. II, p. 303.

3) Mikroskop, 1877, II. Aufl., p. 369 u. 378.

Eine von Böhm[1] mehrfach ausgesprochene Annahme, die Wasserbewegung werde durch Elastizität der Zellwände und durch Luftdruck vermittelt, ist mir aus den Darstellungen dieses Autors mechanisch nicht recht klar geworden. Vielleicht kommt die Sache im Wesentlichen darauf hinaus, dass eine wie eine Pumpkraft wirkende Luftverdünnung in Elementarorganen des Holzes die treibende Kraft sein soll. Ueber die Bedeutung dieser Luftverdünnung haben wir früher gesprochen, und es wird leicht einzusehen sein, dass diese allein nicht im Stande ist, die Wasserversorgung zu vermitteln und überhaupt selbst erst eine secundäre, von den in Imbibition gegebenen Kräften abhängige Ursache vorstellt.

Schnelligkeit der Wasserbewegung.

§ 22. Die Schnelligkeit, mit der sich ein Wassertheilchen in der transpirirenden Pflanze fortbewegt, ist von sehr verschiedenen Umständen abhängig, unter denen die Leitungsfähigkeit der Zellwandungen, resp. der Zellen, und die Grösse der Betriebskraft eine hervorragende Rolle spielen, so dass auch alle die Einflüsse, welche auf diese Faktoren influiren, in der Bewegungsschnelligkeit der Wassertheilchen zur Geltung kommen. Wie die Leitungsfähigkeit verschieden ist, dem entsprechend auch die Elementarorgane eines Pflanzenkörpers an der Wasserbewegung in ganz ungleichem Grade betheiligt sind, ist im vorigen Paragraphen mitgetheilt, und dass mit sinkender Betriebskraft die Wasserbewegung verlangsamt wird, ist an sich selbstverständlich. Da nun die Ursache der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen von Anziehungskräften in Zellwand und Zellinhalt abhängt, welche durch die Entreissung verdampfender Wassertheilchen erzeugt und unterhalten werden, so wird unter sonst gleichen Umständen die Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Wasserbewegung im Allgemeinen mit der Transpiration steigen und fallen.

Ein gegebenes Wassertheilchen dürfte zumeist nicht die gleiche Bewegungsschnelligkeit von der Wurzel bis zu einem Blatte einhalten, denn der Regel nach wird es nicht dauernd in Elementarorganen gleicher Leitungsfähigkeit fortbewegt, und ausserdem ist die Querschnittsfläche der leitenden Zonen wohl sicher nicht überall derselbe, selbst wenn wir nur die Fibrovasalstränge ins Auge fassen. Die Holzmasse in einem Hauptstamme ist zwar, auf den Querschnitt bezogen, geringer, als die vereinten Holzmassen aller Aeste eines Baumes, doch dürfen wir deshalb nur mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die zur Fortschaffung des Wassers dienende Bahn im Stamme eingeengt, und deshalb die Bewegungsschnelligkeit hier am ansehnlichsten ist. Denn thatsächlich sind nicht alle Holzpartien für die Fortbewegung des Wassers von wesentlicher Bedeutung, und es ist unbekannt, in welchem Verhältniss im Stamme, resp. in den Aesten, leitende und nicht leitende Elemente vereint sind[2].

Dass in einer lebhaft transpirirenden Pflanze die Bewegungsschnelligkeit des Wassers eine sehr ansehnliche sein muss, ergibt sich ohne weiteres aus der Erwägung, dass durch Vereinigung der wesentlich leitungsfähigen Wandungs-

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad., 1863, Bd. 48, p. 10, u. 1864, Bd. 50, p. 525; Versuchsstat., 1877, Bd. 20, p. 357.

2) Dassen (Frorieps neue Notizen 1846, Bd. 39, p. 150) schliesst aus einer Anzahl Versuchen, das Holz des Stammes lasse unter Druck Wasser schwieriger filtriren als das Holz der Zweige; indess sind diese Versuche nicht mit genügender Kritik angestellt, um sie als beweiskräftig ansehen zu dürfen.

massen ein Cylinder von immerhin nicht ansehnlichem Durchmesser entsteht, in welchem die zur Deckung des Transpirationsverlustes nachströmenden Wassermengen ihren Weg zu nehmen haben. So mussten u. a. die $1\frac{7}{8}$ Pfd. (0,865 Kilo) Wasser, welche in einem von Hales angestellten Versuche während 12 Stunden von den oberirdischen Theilen einer Sonnenrose verdampft wurden, vorwiegend durch die bei dieser Pflanze nicht ansehnliche Holzmasse des unteren Stammtheiles ihren Weg nehmen. Uebrigens vermag diese schon von Hales[1]) angestellte Betrachtung keine brauchbaren Werthe für die Bewegungsschnelligkeit des Wassers zu liefern, weil eben der Querschnitt der für Fortbewegung in Betracht kommenden Elemente nicht bekannt ist, und selbst wenn dieses der Fall wäre, würde der sich ergebende Mittelwerth von der maximalen Geschwindigkeit weit abweichen können. Die maximale Schnelligkeit, welche die in dem Holzkörper einer transpirirenden Pflanze forteilenden Wassertheilchen annehmen können, ist sicher überhaupt noch nicht ermittelt. Doch ist nach Experimenten mit Lithionlösung, von denen unten weiter berichtet wird, soviel gewiss, dass bei lebhafter Wasserverdampfung in einer Minute eine Strecke von 3,43 cm und sicher oft eine grössere Strecke durchlaufen werden kann. Wir haben hier natürlich immer nur die Fortbewegung eines bestimmten Wassertheilchens, nicht aber die Fortpflanzung einer Wasserbewegung im Auge, welche weit vorauseilen kann, so gut wie aus dem einen Ende eines gefüllten Rohres sogleich Wasser ausfliesst, wenn in das andere Ende Wasser gepresst wird, obgleich es Zeit bedarf, bis die neu eingetretenen Wassertheilchen das ganze Rohr durchlaufen. Die in den gut leitenden Elementen übrigens sehr schnelle Fortpflanzung der Wasserbewegung ergibt sich aus den im vorigen Paragraphen erwähnten Versuchen, in denen, selbst aus 1 m langen Holzcylindern, sogleich Wasser aus der unteren Schnittfläche hervortritt, wenn auf die obere Schnittfläche ein Wassertropfen gesetzt wird. Eine schnelle Fortpflanzung der Wasserbewegung zeigt auch die durch solche vermittelte Fortpflanzung des Reizes bei Mimosa pudica an, indem, nach dem Fortschreiten der Reizbewegung von einem Fiderblättchen zum andern zu urtheilen, die Wasserbewegung in 1 Secunde bis zu 15 mm, in 1 Stunde also bis 54 m vorrücken kann[2]).

Schon seit alter Zeit wurden Farbstoffe benutzt (§ 21), um aus deren Vertheilung die Bahnen der Wasserbewegung zu ermitteln, und bei Unger[3]), sowie bei Rauwenhoff[4]) fand auch das an sich nicht färbende, aber mit Eisensalz leicht nachzuweisende Ferrocyankalium Verwendung. Um aber die Schnelligkeit der Wasserbewegung nach dem Vordringen eines gelösten Körpers beurtheilen zu können, sind alle Körper nicht geeignet, welche in Zellwandungen aufgespeichert werden, da diesen unvermeidlich das Wasser vorauseilt, wie auch leicht zu sehen ist, wenn ein Streifen Fliesspapier zwischen zwei Glasplatten eingeklemmt und etwa in eine Lösung von Anilinblau oder Carmin mit einem Ende eingetaucht wird. In einem solchen Experimente steigen dagegen gelöste Krystalloidkörper, sofern sie nicht fixirt werden, so schnell wie das Wasser auf, und hiernach ist anzunehmen, dass solche Körper, die

1) Statik der Gewächse 1748, p. 3 u. 10, vgl. auch Sachs, Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. 2, p. 153.

2) Dutrochet, Rech. anatom. et physiolog. 1824, p. 80. — Vgl. Pfeffer, Jahrb. für wiss. Bot. 1873—74, Bd. 9, p. 324.

3) Weitere Untersuchungen über die Bewegung d. Pflanzensaftes 1868, p. 11. Separatabzug aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 58, Abth. I.

4) Archives néerland. d. scienc. exactes et naturell. 1868, Bd. III, p. 341.

zudem in Zellwandungen leicht eindringen, in der Pflanze ungefähr mit gleicher Schnelligkeit wie das lösende Wasser fortrücken[1]. Ist diese Annahme nicht ohne jeden Einwand, und wird insbesondere da, wo Wassertheilchen durch lebendige Zellen gehen, ein solcher gelöster Körper unter Umständen überhaupt nicht folgen können, so werden doch bei der Art und Weise der Fortbewegung des Wassers die Krystalloide annähernd so schnell wie dieses sich verbreiten und jedenfalls anzeigen, mit welcher Schnelligkeit mindestens Wassertheilchen in der Pflanze sich bewegten. Zu solchen Experimenten wurden von W. R. Mac Nab[2] und ferner von Pfitzer[3] Salze des spektroskopisch schon in sehr kleinen Mengen nachweisbaren Lithions angewandt, indess erst von Sachs (l. c.) wurden diese Versuche, mit Vermeidung von anderweitigen Fehlerquellen, so ausgeführt, dass aus dem Aufsteigen des Lithions auf die wirkliche Schnelligkeit der Wasserbewegung in einer transpirirenden Pflanze geschlossen werden konnte.

Sachs experimentirte mit unverletzten Pflanzen, deren Wurzeln sich im Wasser oder im Boden befanden. Nachdem die Topfpflanzen unbegossen während 1—2 Tagen an einem Südfenster gestanden hatten, wurde die dann ziemlich trockene Erde mit einer 1—3proc. Lösung von Lithiumnitrat bis zur Sättigung begossen. Die Pflanzen blieben dann einige Zeit, gewöhnlich 1 Stunde, unter günstigen Transpirationsbedingungen, wurden dann von oben ab beginnend in Stücke zerlegt, deren spektroskopische Prüfung das Vordringen des Lithions ergab. In zahlreichen Versuchen wurden für Topfpflanzen Werthe gefunden, welche pro Stunde einem Vorrücken zwischen 18.7 cm (Podocarpus macrophylla) und 206 cm (Albizzia lophantha) entsprachen (l. c. p. 182). Zur Beurtheilung dieser Zahlen ist aber zu beachten, dass Sachs die Steighöhe zumeist vom Wurzelhals ab rechnete, oder auch eine ziemlich willkürliche Korrektion für den bis dahin in dem Wurzelsystem zurückzulegenden Weg anbrachte. Im ersteren Falle ist die Bewegungsschnelligkeit für die Stengeltheile jedenfalls grösser, als der gefundene Werth, um so mehr, als in dem Wurzelsysteme die Bewegungsbahnen voraussichtlich ausgedehnter und die Schnelligkeiten somit im Allgemeinen geringer sein werden. Unerklärt ist übrigens noch, warum Sachs in einigen Versuchen mit im freien Land erwachsenen Pflanzen ein Eindringen von Lithium nicht constatiren konnte, obgleich die Pflanzen kräftig transpirirten und der Boden reichlich mit Lithiumlösung begossen worden war.

Da beim Experimentiren mit abgeschnittenen Zweigen die Lithiumlösung in den geöffneten Gefässen sehr schnell auf weite Strecken emporgetrieben wird, sofern ein negativer Druck der Gefässluft besteht, können die Versuche, in welchen dieser Auftrieb nicht ausgeschlossen war, die wahre Schnelligkeit der normalen Wasserbewegung nicht anzeigen. Für diese sind demgemäss die Experimente von Pfitzer, in welchen (l. c. p. 213) die gefundene Bewegungsschnelligkeit selbst 22 m pro Stunde überschritt, nicht maassgebend, da eben der erwähnte Auftrieb mit wirksam gewesen sein dürfte, und dieser Fehler ist auch in Versuchen Pfitzer's nicht ganz ausgeschlossen, zu denen Zweige dienten, deren Schnittfläche erst nach einigem Verweilen an der Luft oder in Wasser Lithionlösung zugeführt bekamen. (Vgl. die Kritik bei Sachs l. c. p. 171.) Immerhin deuten die unter derartigen Bedingungen gewonnenen höheren Werthe bestimmt darauf hin, dass die Fortbewegung im Stengel wesentlich ansehnlicher sein kann, als die von Sachs für bewurzelte Pflanzen ermittelten Bewegungsschnelligkeiten. Diese ansehnlichen Schnelligkeiten sind um so mehr beachtenswerth, als in engen Capillarröhren von 0,001 mm Durchmesser bei einem Quecksilberdruck von 760 mm Wasser nur mit 2,7 m per 1 Stunde strömen würde, wenn die Abnahme der Bewegung bis zu Röhren von so geringer Weite umgekehrt proportional dem Durchmesser sein sollte[4]. Auch im Vergleiche zu Protoplasmaströmungen sind diese Wasser-

---

1) Sachs, Arb. d. Botan. Instituts zu Würzburg 1878, Bd. II, p. 157.

2) Transact. of the botanical Society of Edinburgh 1871, Bd. 11, p. 45; Transact. of the R. Irish Academy 1874, p. 343.

3) Jahrbücher f. wiss. Botan. 1877, Bd. 11, p. 177. (Vorläufige Mittheilung in Verhandl. d. naturh.-med. Vereins in Heidelberg Nov. 1875.) Vgl. die Referate in Botan. Jahresberichte 1877, p. 533. — Von Pfitzer wurden auch Salze des Thalliums, von Mac Nab solche des Caesiums angewandt.

4) Vgl. Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 385.

bewegungen sehr gross, da als Beispiel schnellster Bewegung von Hofmeister[1]) das Plasmodium vom Didymium serpula mit 60 cm per Stunde angeführt wird.

Hinsichtlich der Experimente mit Lithiumlösung sei noch bemerkt, dass nach Sachs das Begiessen mit einer grossen Menge einer 3proc. Lösung von Lithiumnitrat der Pflanze nichts schadet. — Eine andere Methode, welche Pfitzer[2]) anwandte, um auf die Schnelligkeit der Wasserbewegung in der Pflanze zu schliessen, nämlich die Ermittlung der Zeit, welche zwischen dem Begiessen und dem beginnenden Aufrichten eines durch Welken gesenkten Blattes verstreicht, lässt so viele Einwände zu, dass ich die so gewonnenen Resultate hier nicht weiter berühren will.

Verhältnisse zwischen Aufnahme und Ausgabe von Wasser.

§ 23. Welken und Straffwerden von Pflanzen demonstriren unmittelbar, dass nicht immer gleichviel Wasser aufgenommen und ausgegeben wird, und überhaupt das Verhältniss zwischen aufgenommenem und dem in Dampfform ausgegebenen Wasser Schwankungen unterliegt. Immer dann, wenn der Transpirationsverlust relativ gesteigert wird, nimmt der Wassergehalt in der Pflanze ab, und ein Welken tritt ein, wenn diese Abnahme so weit geht, dass der Turgor der Zellen unter ein gewisses Maass sinkt oder ganz erlischt. Sofern eine Pflanze durch den Wasserverlust nicht getödtet ist, führt erneute, relativ gesteigerte Wasserzufuhr wieder in den turgescenten Zustand zurück, und der Wassergehalt nimmt so lange zu, bis endlich ein Gleichgewichtszustand zwischen Aufnahme und Ausgabe erreicht wird. Da nun die Transpiration nach Maassgabe der transpirirenden Theile und nach äusseren Verhältnissen variabel ist, und ferner die Pflanze aus einem wasserreichen Boden mehr Wasser, als aus einem wasserarmen Boden aufzunehmen vermag, so wird in der Natur der Wassergehalt in der Pflanze dauernd gewissen Schwankungen unterworfen sein, die freilich nicht immer so ansehnlich sein müssen, dass sie durch Welken oder andere Symptome sich unmittelbar kenntlich machen.

Resultirt auch immer der Wassergehalt in der Pflanze aus dem Verhältniss zwischen Aufnahme und Ausgabe, so wirken doch unter normalen Verhältnissen Combinationen verschiedener Art dahin, diese Relation zu modificiren. Eine gewelkte Pflanze wird u. a. sowohl dann straff, wenn nur die Wasseraufnahme durch Begiessen des Bodens gesteigert, als auch dann, wenn nur die Transpiration herabgedrückt wird. Dem letztern Umstande ist es gewöhnlich allein zu verdanken, dass Pflanzen, welche während heisser Tage welkten, am Abend sich wieder erholen, indem mit der Abnahme der Temperatur und der Zunahme der Dampfsättigung in der Luft die Wasserverdampfung vermindert wird. Ueberhaupt influiren alle die Umstände, welche auf Verdampfung und Aufnahme von Wasser, sowie auf die Leitungsfähigkeit der Transportwege wirken, sowohl auf die Wasserbewegung, als auf den Wassergehalt in der Pflanze.

Dass Pflanzen einem wasserarmen Boden nicht ebenso leicht Wasser in genügender Menge zu entreissen vermögen, als einem wasserreichen Boden, dass Salzlösungen, welche die Wurzeln bespülen, durch osmotische Wirkung die Aufnahme von Wasser durch die Wurzeln erschweren, ja sogar bei genügender Concentration der Pflanze Wasser zu entziehen vermögen, ergibt sich aus dem

---

1) Pflanzenzelle 1867, p. 48.
2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1877, Bd. 11, p. 184. Vgl. Sachs l. c., p. 153.

über die Wasseraufnahme früher Gesagten. Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur erhellt aus Beobachtungen von Sachs[1], nach welchen reich beblätterte kräftige Topfpflanzen von Tabak und Kürbis bei einer Zimmertemperatur von 3.7°—5° C. welkten, obgleich der Boden reichlich Wasser enthielt, und bei Erwärmung des Bodens bald wieder straff wurden. Die Wurzeln vermochten eben dem abgekühlten Boden nicht genügend Wasser zu entreissen, um die in relativ ansehnlichem Maasse fortdauernde Wasserverdampfung zu decken. Die Wurzeln befanden sich also bei niederer Temperatur offenbar in einem ihre Thätigkeit deprimirenden Zustand, und aus Herbeiführung eines solchen Zustandes erklärt es sich auch, dass W. Wolf[2] Gerstenpflanzen welken sah, als in die wässrige Nährlösung Kohlensäure eingeleitet wurde, während der straffe Zustand bald zurückkehrte, nachdem die Pflanze in destillirtes Wasser umgesetzt war.

Die Leitungsfähigkeit der Elementarorgane verändert sich, wie das schon in anderen Paragraphen hervorgehoben wurde, vielfach mit dem Alter der betreffenden Pflanzentheile, ausserdem ist dieselbe aber auch nach äusseren Verhältnissen variabel, und zwar sowohl da, wo es sich um Fortbewegung von Wasser in verholzten Zellwandungen handelt, als auch da, wo Wasser in anderen Wandungen oder von Zelle zu Zelle seinen Weg nimmt. Wie im Speciellen die Temperatur innerhalb der Grenzen, in welchen das Leben nicht vernichtet wird, die Fortleitung von Wasser beeinflusst, ist noch wenig bekannt. Jedenfalls sind verholzte Wandungen auch bei niederer Temperatur immer noch fähig, Wasser fortzuleiten, denn immergrüne Gewächse transpiriren noch in merklichem Grade im Winter, wie dieses schon Hales[3] fand, und Duhamel[4] für den Ast einer immergrünen Eiche constatirte, der auf eine sich entlaubende Eiche gepfropft war. Die Entwicklung transpirirender Blätter an Zweigen, welche im Winter in Gewächshäuser geführt waren, während die übrige Pflanze sich im Freien befand, zeigt gleichfalls, dass trotz niederer Temperatur eine erhebliche Wassermenge von den Wurzeln aus durch den Stamm fortbewegt wurde[5].

Immerhin dürfte die Leitungsfähigkeit im Holze mit niederer Temperatur merklich verlangsamt werden, und damit stimmt auch das Resultat einiger Experimente Detmer's[6] überein, gegen deren Beweiskraft in unserer Frage allerdings Bedenken geltend gemacht werden können. In diesen Versuchen wurden gleichartige Holzplatten von Pinus sylvestris und Betula alba in kälteres, resp. wärmeres Wasser gebracht und gefunden, dass bei niederer Temperatur weniger Wasser in derselben Zeit imbibirt wurde, als bei höherer Temperatur. Die Versuche von Sachs, in welchen die Wurzeln von Tabak und Kürbis in abgekühltem Boden weniger Wasser aufzunehmen vermochten, lassen auch zugleich auf eine Verlangsamung der Wasserbewegung mit der Temperatur in turge-

1) Bot. Ztg. 1860, p. 124. 2) Jahresb. d. Agrikulturchemie 1870—72, p. 134.
3) Statik 1748, p. 29. 4) De l'exploitation des bois 1764, Bd. I, p. 337.
5) Solche Versuche wurden von Duhamel (Naturgeschichte d. Bäume 1765, Bd. II, p. 219) und Knight (Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1811, p. 120) mit der Rebe, von Mustel (vgl. de Candolle, Pflanzenphys., übers. von Röper, Bd. I, p. 426) auch mit anderen Holzpflanzen ausgeführt.
6) Beiträge zur Theorie des Wurzeldruckes 1877, p. 38.

scenten Geweben schliessen. Auch bei der Quellung von Samen, bei welcher Imbibition und Osmose zusammenwirken, fanden Dimitrieviez[1] und Reinke[2] eine langsamer fortschreitende Wasseraufnahme bei niederer Temperatur.

Die Aufnahme- und Leitungsfähigkeit für Wasser wird natürlich in hohem Grade durch Tödtung lebendiger Zellen beeinflusst, sowie durch Austrocknen von Holzzellwandungen herabgedrückt, und, ausser manchen anderen Umständen, vermindert ein Absatz ungelöster Körpertheilchen die Wasseraufnahme in erheblichem Grade. Wie nun durch solche Verstopfungen und Modificationen in der Zellhaut die Filtrationsmengen, und zwar in Folge von Veränderungen an den Schnittflächen, ziemlich schnell abnehmen, werden auch die Schnittflächen mehr und mehr zur Wasseraufnahme ungeeignet, wenn abgeschnittene transpirirende Pflanzen in Wasser stehen. Bei Holzpflanzen pflegt allerdings die unter solchen Umständen aufgenommene Wassermenge auszureichen, um einige Zeit und selbst einige Tage ein Welken zu verhindern, während solches bei krautigen Pflanzen meist sehr schnell eintritt, wenn die Transpiration einigermassen lebhaft fortdauert. Bei diesen insbesondere drückt ein nur augenblicklicher Contact der Schnittfläche mit Luft die Wasseraufnahme sehr herab, und dass in der That zunächst nur die Leitungsfähigkeit in der Schnittfläche verändert wird, ergibt sich daraus, dass ein welkender Spross wieder straff wird, wenn einige Centimeter oberhalb der Schnittfläche ein neuer Schnitt an einer unter Wasser tauchenden Stelle angebracht wird. Demgemäss welkt ein Spross zunächst wenigstens nicht, wenn der betreffende Stengeltheil vor dem Durchschneiden unter Wasser gebogen und der Luftcontakt mit der Schnittfläche vermieden wird. Das Welken, welches auch hier nach kürzerer oder längerer Zeit eintritt, wird durch die allmählich abnehmende Leitungsfähigkeit bedingt. Unverletzte Pflanzen erhalten sich also nur deshalb straff, weil eine solche Verminderung der Leitungsfähigkeit bei ihnen nicht eintrat, nicht aber etwa, weil von den Wurzeln aus Wasser in die Pflanze gepresst wird, denn ein solcher Auftrieb besteht in der transpirirenden Pflanze nicht.

Schon Hales[3] constatirte, dass mit der Schnittfläche in Wasser gestellte Aeste von Tag zu Tag weniger Wasser aufnehmen, und endlich ein Welken der Blätter erfolgt. Hiervon ist nur graduell verschieden das schnellere Welken krautiger Pflanzen, welches nach verschiedenen Seiten hin von de Vries[4] studirt wurde, nachdem Sachs[5] die Aufmerksamkeit auf dieses Phänomen gelenkt hatte. Durch die Experimente von de Vries wurde auch ermittelt, dass ein selbst nur momentaner Contact der Schnittfläche mit Luft die Leitungsfähigkeit vermindert, während beim Abschneiden unter Wasser der Spross zunächst nicht welkt. Die Veränderung, welche eine verminderte Leitungsfähigkeit bedingt, ergreift zunächst die Schnittfläche und rückt von dieser aus, so weit sich beurtheilen lässt, um so weiter im Stengel hinauf, je länger die Berührung mit Luft dauert, und je intensiver innerhalb dieser Zeit die Transpiration ist. Gewöhnlich genügte es übrigens, 5 bis 6 cm oberhalb der alten Schnittfläche einen neuen Schnitt unter Wasser herzustellen, um einen gewelkten Spross wieder straff zu machen. Ein solches Straffwerden wird auch dann erzielt, wenn unter Druck Wasser in die Schnittfläche

---

1) In Haberlandt's Wissensch.-prakt. Untersuchungen 1875, Bd. I, p. 75.
2) Unters. über d. Quellung in Hanstein's botan. Abhandl. 1879, Bd. IV, p. 83.
3) Statik 1748, p. 18. — Vgl. auch Unger, Studien zur Kenntniss d. Saftlaufes i. d. Pflanze 1864, p. 3. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 50.
4) Arbeit. d. Botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 287.
5) Lehrbuch 1870, II. Aufl., p. 592.

getrieben, und so die Aufnahme gesteigert wird. Zur Ausführung solcher Versuche, welche schon Unger anstellte (l. c. p. 3), setzt man auf den einen Schenkel eines U-Rohres (a in Fig. 18, p. 119 und c in Fig. 19) die gewelkte Pflanze mit Hülfe eines Kautschukkorkes und sorgt dafür, dass das Quecksilber höher im Schenkel b steht. Um Erfolg zu haben, muss genügender Druck gegeben werden. De Vries sah u. a. den 30 cm langen Gipfeltheil einer Pflanze von Helianthus tuberosus bei 10—20 cm Quecksilberdruck welk bleiben, mit 40—45 cm Druck aber straff werden. Mit dieser Operation wird die Leitungsfähigkeit an der Schnittfläche erhöht, und, ohne dass Welken erfolgt, darf nun ein negativer Druck eintreten. Das wird durch Transpiration allmählich erreicht, kann aber bequem mit der in Fig. 19 abgebildeten Zusammenstellung hergestellt werden, in welcher die Glasröhren a und b durch den Kautschukschlauch c verbunden sind. Nicht so gut, wie durch Einpressen von Wasser, wird nach den Beobachtungen von de Vries die Leitungsfähigkeit durch Eintauchen in Wasser von 35—40° C. reparirt.



Fig. 19.

Worauf im einzelnen die Verminderung der Leitungsfähigkeit beruht, ist nicht sicher ermittelt. Auf Abtrocknen, welches freilich, wo es zutrifft, zweifellos von Bedeutung ist, kann der beim Abschneiden in der Luft erzielte Erfolg nicht allein geschoben werden, da ein Welken auch dann in Versuchen von de Vries eintrat, als das Sprossende unmittelbar nach dem Durchschneiden in Wasser schnellte und die Schnittfläche jedenfalls weniger als 1 Secunde mit der Luft in Contact war. Eine wesentliche Rolle dürften wohl Verstopfungen spielen, welche durch die aus zerrissenen Zellen stammenden Massen sogleich eingeleitet und fernerhin noch durch schleimige, z. Th. aus Bacterien bestehende Massen vermehrt werden[1]. Auch ist noch nicht genügend aufgeklärt, warum beim Abschneiden unter Wasser das Welken unterbleibt, und die Leitungsfähigkeit durch Einpressen von Wasser wieder gesteigert werden kann. Höhnel[2] sieht ersteres als Erfolg des Eindringens von Wasser in die Gefässe an, welches Eindringen dann unterbleibt, wenn der negative Druck der Gefässluft beim Abschneiden in der Luft ausgeglichen wurde. Auch konnte man wohl daran denken, dass der Erfolg des Einpressens gleichfalls auf Eintreiben von Wasser in Gefässe falle, und ebenso mag ein Aufenthalt in warmem Wasser zur Folge haben, dass mit dem Abkühlen etwas Wasser in Gefässe gesogen wird. Die Wasseraufnahme wird durch die Injektion der Gefässe wohl jedenfalls begünstigt, ob aber damit das ganze Phänomen erklärt ist, oder ob noch andere Umstände mitspielen, bleibt noch zu entscheiden.

Die ungleiche Relation zwischen aufgenommenem und als Wasserdampf ausgegebenem Wasser ergibt sich aus dem Welken, resp. Straffwerden von Pflanzen so unmittelbar, dass ein näheres Eingehen auf dieses Thema nicht geboten scheint, denn die Existenz auch kleinerer Differenzen ist selbstverständlich. Uebrigens ist auch seit Hales[3] mehrfach constatirt, dass einmal in wachsenden Pflanzen der Wassergehalt zunimmt, aber auch in nicht wachsenden Pflanzen, je nachdem die Transpiration oder die Wasseraufnahme überwiegt, das Gewicht durch Verminderung des Wassergehaltes fällt, resp. durch Vermehrung des Wassergehaltes steigt. Um gleichzeitig die Menge des aufgenommenen und des durch Verdampfung abgegebenen Wassers kennen zu lernen, kann man letzteres durch Wägung, ersteres durch Messung bestimmen, wie das Unger und Vesque ausführten, nöthigenfalls kann man auch gleichzeitig das Gewicht der Pflanze controliren. Ohne auf die experimentellen Ausführungen der genannten Autoren weiter einzugehen, will ich hier

1) Vgl. Höhnel, Bot. Ztg. 1879, p. 302.

2) Haberlandt's Wiss.-prakt. Untersuchungen 1877, Bd. II, p. 129.

3) Statik 1748, p. 18. Ferner u. a. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 360; Rauwenhoff, Archives néerlandaises 1868, Bd. 3, p. 318; J. Boussingault, Agronom., Chim. agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 301; Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 4, p. 89, und ebenda 1878, VI. sér., Bd. 6, p. 169.

(Fig. 20) nur einen Apparat anführen, welcher geeignet ist, in einfacher Weise die Aufnahme und Ausgabe von Wasser gleichzeitig zu bestimmen. In die eine Oeffnung des mit Wasser gefüllten Gefässes *g* ist die bewurzelte Pflanze *p* mit Hülfe eines halbirten Kautschukkorkes wasserdicht eingesetzt, der andere Tubulus trägt das kalibrirte Rohr *n*. Während nun, natürlich mit Beachtung der Wärmeausdehnung, das durch die Pflanze aufgenommene Wasser sich aus den Ablesungen am Rohre *n* ergibt, zeigt eine genügend empfindliche Wage, auf welche der ganze Apparat zu stellen ist, den Transpirationsverlust an. Man kann so leicht feststellen, dass letzterer bei Steigung der Verdampfung überwiegt, während nach einem darauf folgenden Ueberdecken mit einer Glocke die Wasseraufnahme ansehnlicher ist, als der Verlust durch Transpiration. Bei constanten äusseren Bedingungen stellt sich natürlich ein Gleichgewichtszustand her, in welchem gleichviel Wasser aufgenommen und exhalirt wird.



Fig. 20.

In den angeführten Arbeiten hat Vesque auch den Einfluss der Temperatur auf die Wasseraufnahme durch Wurzeln studirt. Wie aus den schon mitgetheilten Beobachtungen von Sachs, ergibt sich aus diesen hier nicht näher zu schildernden Experimenten eine verminderte Aufnahmefähigkeit bei niederer Temperatur, doch trat auch bei Temperaturen wenig über Null immer noch eine erhebliche Menge Wasser in die Wurzeln ein. Es gilt dieses für constante Temperatur, denn bei grösseren plötzlichen Schwankungen der Temperatur wurde von Vesque eine vorübergehende Steigerung der Wasseraufnahme mit Abkühlung und eine vorübergehende Abnahme der Wasseraufnahme mit Erwärmung beobachtet. Solches ist leicht verständlich als eine Folge der ausdehnenden, resp. zusammenziehenden Wirkungen beim Wechsel der Temperatur. Durch eine Erwärmung wird insbesondere die Luft ausgedehnt und gewinnt zugleich an Volumen durch die der höheren Temperatur entsprechende vermehrte Tension des Wasserdampfes, dazu kommt ferner die freilich geringere Ausdehnung des Wassers selbst, und aus dem Zusammenwirken dieser Faktoren ergibt sich zunächst eine Verminderung der negativen Spannung oder auch ein positiver Druck im Innern, welcher bestrebt ist, Wasser aus der Pflanze zu treiben. In diesem Falle, und auch dann, wenn nur eine Verminderung der negativen Spannung eintrat, wird immer vorübergehend die Aufnahme von Wasser herabgedrückt werden, während beim Abkühlen gerade eine vermehrte Aufnahme in Folge der gesteigerten Saugwirkung erzielt wird. Allmählich stellt sich dann der den constanten Bedingungen entsprechende Gleichgewichtszustand wieder her.

Den gleichen Ursachen entspringt es, dass nicht zu wasserarmes Holz beim Erwärmen Wasser austreten lässt, ein Phänomen, welches schon Dalibard, Duhamel u. A. bekannt war, von Sachs[1] näher studirt und von Hofmeister[2] richtig durch Ausdehnung der eingeschlossenen Luft gedeutet wurde. Das Austreten einer nicht unerheblichen Menge von Wasser aus Schnittflächen von Aststücken kann, wenn wasserreicheres Holz gewählt wird, leicht durch Erwärmen erzielt, und ebenso die Wiederaufnahme des an der Schnittfläche angesammelten Wassers beim Abkühlen beobachtet werden. Als Folge dieser Vorgänge wird ein Holzstück, in warmes Wasser gebracht, spezifisch leichter und nimmt beim Abkühlen wieder an Gewicht zu. Durch ein weiteres Aufsteigen eines in Wasser schwimmenden Holzstückes beim Erwärmen und ein tieferes Einsinken beim Abkühlen des Wassers kann dieser Wechsel des spezifischen Gewichtes, wie es Sachs auch that, veranschaulicht werden.

---

1) Bot. Ztg. 1860, p. 253. Hier findet sich auch die ältere Literatur. Vgl. auch Sachs, Geschichte der Botanik 1875, p. 509, und Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. 2, p. 317.

2) Flora 1861, p. 101.

So gut wie in krautigen Pflanzen, unterliegt auch der Wassergehalt in Bäumen Variationen nach Maassgabe äusserer Verhältnisse. Aus Versuchen Hartig's[1], mit denen im Wesentlichen die Erfahrungen Geleznow's[2] und einige Beobachtungen Duhamel's[3] übereinstimmen, ist, wie zu erwarten war, das Holz der Bäume durchgehends im Winter reicher an Wasser als im Sommer, und im Allgemeinen tritt der minimale Wassergehalt im Herbst ein, während das Maximum, wenigstens für sich entlaubende Bäume, im Frühjahr gefunden wird. Es hängt dieses offenbar mit dem Blutungsdruck zusammen, und dem entsprechend beobachtete Hartig auch dieses Frühjahrsmaximum an immergrünen und deshalb gleich im Frühjahr stark transpirirenden Nadelholzern nicht. Ausser diesen jährlichen Schwankungen konnte Hartig auch tägliche Variationen feststellen. An Bäumen, welche nach vierwöchentlicher Trockenheit im September zur Untersuchung kamen, wurde an trockenen Tagen das Minimum des Wassergehaltes gegen 2 Uhr Nachmittags gefunden, das Maximum vor Sonnenaufgang erreicht, doch war der Wassergehalt bald nach Sonnenuntergang von diesem Maximum nicht sehr entfernt. Die Schwankungen sind spezifisch different, und während in Betula Maximum und Minimum nur um 2 Proc. differirten, betrug gleichzeitig dieser Unterschied bei Populus dilatata 38 Proc. Diese Experimente wurden ausgeführt, indem mit einem Pressler'schen Hohlbohrer Holzcylinder von etwa 80 mm Länge und 6 mm Dicke dem Stamme entnommen und der Wassergehalt durch Trocknen bestimmt wurde. Bei solchen Experimenten erfuhr auch Hartig, dass im Holze der Weymuthskiefer der Wassergehalt in Folge der Entlaubung zunimmt. Ferner zeigten sich die Nadelholzer als die wasserreichsten unter den untersuchten Holzern, ein Resultat, welches auch Geleznow bestätigte. Aus den Arbeiten dieses Letzteren (l. c. 1876) sei noch mitgetheilt, dass der Wassergehalt in Holz und Rinde nicht gleichsinnig bei allen Pflanzen variirt.

Da mit sinkendem Wassergehalt in der Pflanze die Transpiration verringert, und zugleich die wasseraufsaugende Kraft vermehrt wird, ist durch Zusammenwirken dieser Faktoren eine gewisse Selbstregulation erzielt. Mit Rucksicht auf die spezifisch verschiedene Wasseraufnahme durch Elementarorgane kann der nur in Gewichtsprocenten bemessene Wassergehalt die wasseranziehende Kraft nicht anzeigen, und deren Vertheilung im Stamme natürlich nicht nach dem Wassergehalt ohne weiteres abgeschätzt werden.

Abschnitt II. **Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze.**

§ 24. Geben auch alle Landpflanzen, sofern äussere Verhältnisse es gestatten, eine nicht verhältnissmässig grosse Menge von Wasserdampf an die umgebende Luft ab, so ist eine solche Transpiration doch kein für alle Pflanzen nothwendiger Vorgang. Denn aus allen submersen Pflanzen wird Wasserdampf nicht exhalirt und sowohl im Wasser als auf dem Lande fortkommende Pflanzen lehren, dass wenigstens unter den erstgenannten Existenzbedingungen die Transpiration solchen vegetabilischen Organismen fehlen kann, welche als Landformen reichlich transpiriren. Thatsächlich gedeihen auch Landpflanzen, wenn durch Aufenthalt in einem dauernd dampfgesättigten Raume die Transpiration mindestens sehr eingeschränkt ist[4], doch hat deshalb die Wasserverdampfung für deren normales Gedeihen sicherlich Bedeutung, und es ist mindestens fraglich, ob unter den in der Natur gegebenen Vegetationsbedingungen sich manche

1) Bot. Ztg. 1868, p. 17 u. 1858, p. 329.

2) Rech. sur la quantité et la répartition de l'eau etc. Mélang. biologiques tirés du Bullet. d l'Acad. d. St. Pétersbourg. Bd. IX, 1872, p. 667. — Eine andere Arbeit Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI. sér., Bd. 3, p. 344.

3) De l'exploitation des bois 1764, p. 476,

4) Es lehren das Kulturen unter feuchten Glocken. Einen vergleichenden Versuch mit Tabak hat Schlösing (Annal. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 366) angestellt.

Pflanzen gut zu erhalten vermöchten, wenn die Transpiration ganz unterdrückt wäre. Jedenfalls begünstigt die ausgiebige Wasserbewegung, welche ja von der Transpiration abhängig ist, in hohem Grade die Zuführung von Nährstoffen aus dem Boden und hat ferner Bedeutung für den Gasaustausch der Pflanze mit ihrer Umgebung. Weiter wird durch die mit der Wärme steigende Wasserverdampfung eine allzuhohe Erwärmung der Pflanzentheile bei direkter Insolation vermieden, und mit einem gewissen Wassermangel in der Pflanze ist ein Faktor gegeben, welcher für die Ausgiebigkeit von Wachsthumsvorgängen ins Gewicht fällt.

Die Menge des von einer Pflanze oder einem Pflanzentheil abgegebenen Wasserdampfes ist von äusseren Verhältnissen in hohem Grade abhängig. Im Allgemeinen wird durch alle die Umstände, welche die Bildung von Wasserdampf an freier Wasserfläche oder aus einem von Wasser durchtränkten Boden begünstigen, auch die Transpiration der Pflanze gesteigert, und demgemäss kann diese auch im dampfgesättigten Raum ganz unterdrückt oder wenigstens auf ein Minimum eingeschränkt werden. Unter gleichen äusseren Bedingungen würden aber aus verschiedenen Pflanzen und ebenso aus verschiedenen Theilen derselben Pflanze sehr ungleiche Wassermengen verdampft, da natürlich für die Transpiration specifische Eigenschaften mannigfacher Art in Betracht kommen. Im Allgemeinen wird die Transpiration um so mehr herabgedrückt, je ansehnlicher Korkschichten, Cuticula und überhaupt nicht oder wenig imbibitionsfähige Wandungen als peripherische Umkleidung der Pflanzentheile entwickelt sind, während Spaltöffnungen und Lenticellen die Ausgabe von Wasserdampf um so mehr begünstigen, je besser dieselben als offene Ausführungsgänge zu funktioniren vermögen. Ferner ist die Ausdehnung der Oberfläche ein begünstigender Faktor, ohne dass irgend ein bestimmtes Verhältniss zwischen Vermehrung der Oberfläche und verdampfender Wassermenge bestände. Weiter wird das Vegetationswasser in specifisch ungleichem Grade durch Imbibition und durch osmotische Kräfte in der Pflanze festgehalten, und demselben Objekte werden durchgehends Wassertheile um so schwieriger entrissen, je wasserärmer ein Pflanzentheil ist, da das vorhandene Imbibitionswasser um so fester gehalten wird, je weiter entfernt von dem Sättigungspunkt der Wassergehalt einer Zellwandung ist.

Die Eigenschaften der Pflanzentheile, und mit diesen die Transpiration, sind mit Entwicklungsstadien verschieden, mit denen ja Ausbildung von Kork, Cuticula, Spaltöffnungen, Behaarung und andere auf die Wasserabgabe influirende Faktoren variiren. Indem nun äussere Verhältnisse einen Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzen, auf Ausbildung von Cuticula u. s. w. haben, werden sie auch indirekt für die Transpiration bedeutungsvoll. Eine solche mittelbare Beeinflussung findet auch an den bereits ausgebildeten Organen mehrfach statt, z. B. indem die Spaltöffnungen durch Beleuchtungsverhältnisse erweitert oder verengert werden. Nach alle dem ist es einleuchtend, dass die Transpiration aus lebendigen Pflanzen nicht in gleichem Verhältniss wie die Verdampfung von einer freien Wasserfläche durch äussere Verhältnisse gesteigert, resp. verringert wird.

Ueberhaupt ist ja die Transpiration der Pflanze nicht mit der Bildung von Wasserdampf auf einer Wasserfläche unmittelbar vergleichbar, da in letzterem

Falle diejenigen Molekularkräfte nicht in Betracht kommen, welche überwunden werden müssen, um einer imbibirten Membran die zu vergasenden Wassertheilchen zu entreissen. Ferner wird auch überall, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, der Wasserdampf nicht nur von der freien Aussenfläche der Pflanze, sondern ausserdem durch Vermittlung jener aus dem Intercellularsystem ausgegeben. In diesem freilich wird der Wasserdampf in gleicher Weise durch Vergasung imbibirter Wassertheilchen gebildet, doch findet der so innerhalb der Pflanze entstandene Wasserdampf, analog wie ein Gas, durch offene Ausführungsgänge seinen Weg in die umgebende Atmosphäre. Ohnedies ist die Verdampfung von Wassertheilchen, worauf schon in § 15 hingewiesen wurde, ein wesentlich analoger Vorgang wie der Uebergang gelöster Gase in den gasförmigen Aggregatzustand, und demgemäss gilt auch das über Mechanik und Vermittlung des Gasaustausches Gesagte mit entsprechenden Anpassungen für die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze. Wie absorbirte Gase so lange in Gasform in die umgebende Luft übergehen, als die partiäre Pressung es erlaubt, wird auch Wasserdampf aus imbibirten Wandungen so lange gebildet werden, als eine den gegebenen Verhältnissen entsprechende Dampfsättigung nicht erreicht ist. Ebenso kommen für den Austausch des im Intercellularsystem enthaltenen Wasserdampfs mit der umgebenden Atmosphäre dieselben Ursachen in Betracht, wie für den Austausch von Gasen. Es gilt dieses zunächst für die Abgabe von Wasserdampf durch offene Ausführungsgänge, aber auch wo es sich um Durchgang durch Membranen handelt, lässt sich das für Gase Gesagte unmittelbar auf Wasserdampf übertragen, sobald man beachtet, dass auch Gase nur dann in Gasform eine Scheidewand durchwandern, wenn eine Condensation durch molekulare Anziehungskräfte nicht verursacht wird.

Wie Gase durchgehends schwieriger durch verkorkte und cuticularisirte Membranen passiren, als durch Wasser reichlicher imbibirende Häute, wird auch durch jene die Transpiration eingeschränkt. Es ergibt sich dieses als natürliche Folge aus der geringeren Imbibitionsfähigkeit und der damit zusammenhängenden geringeren Durchlässigkeit für flüssiges Wasser. Indess gibt es, wie in § 10 mitgetheilt wurde, keine für Wasser ganz impermeable Cuticula, und selbst Korkschichten lassen durchgehends etwas Wasser passiren. Deshalb wird durch Cuticula und namentlich durch Korkschichten die Transpiration wohl sehr gehemmt, doch wohl niemals ganz aufgehoben. Uebrigens setzt nur die mit wachsartigen und harzartigen Stoffen imprägnirte Cuticula der an Luft grenzenden Pflanzentheile dem Durchgang von flüssigem Wasser und ebenso der Abgabe von Wasserdampf ein grösseres Hinderniss entgegen. Die verhältnissmässig leichte Abgabe von Wasserdampf aus einer nicht mit wachsartigen Stoffen imprägnirten Cuticula wird unmittelbar durch das schnelle Welken demonstrirt, welches submerse Pflanzen erfahren, wenn sie in eine nicht dampfgesättigte Luft gebracht werden. Ebenso welken jüngere Wurzeln, deren Cuticula nur wenig ausgebildet ist, schnell an der Luft, während unter gleichen Bedingungen Pflanzentheile mit stärker entwickelter Cuticula (z. B. Aepfel, Blätter und Stengel von Aloe, Ilex) oder mit Korkschicht (z. B. Kartoffel) lange turgescent bleiben, indess sogleich grössere Mengen Wasser durch Verdampfung verlieren, wenn die Cuticula oder die Korkschicht abgeschält wird.

Für die Wasserversorgung der Pflanze ist es von hoher Bedeutung, dass

submerse oder im Boden befindliche und gemäss den äusseren Verhältnissen nicht oder nur wenig transpirirende Pflanzentheile eine Cuticula besitzen, welche Wasser und gelösten Stoffen relativ leicht Durchgang gestattet, während in Luft befindliche Pflanzentheile vor zu grossem Verlust von Wasserdampf durch die Qualität der Cuticula, resp. durch Korkschichten bewahrt werden, die als Ersatz der schützenden Epidermis bei höheren Pflanzen auftreten. Anderseits begünstigen Spaltöffnungen und Lenticellen die Transpiration, indem sie als Ausführungsgänge des Intercellularsystems funktioniren, welches der Rege nach von Wandungen begrenzt ist, die leicht Wasserdämpfe abgeben. Die Menge Wasserdampf, welche auf diesem Wege aus der Pflanze geschafft wird, ist indess auf ein gewisses Maass dadurch reducirt, dass die engen Ausführungsgänge einen nur allmählich fortschreitenden Austausch zwischen der Luft des Intercellularsystemes und der Atmosphäre gestatten. So greifen denn überall, wo Spaltöffnungen und Lenticellen vorhanden sind, Abgabe von Wasserdampf aus diesen und aus den die peripherische Umkleidung bildenden Zellhäuten zusammen. So gut wie beim Austausch von Gasen hängt es aber auch bei der Transpiration von sehr verschiedenen Umständen ab, ob die grössere Menge von Wasserdampf durch peripherische Zellwandungen oder durch Spaltöffnungen, resp. Lenticellen ausgegeben wird. Soviel ist indess gewiss, dass bei Vorhandensein von Spaltöffnungen mehr Wasser transpirirt, als es bei sonst gleicher Beschaffenheit der Cuticula der Fall sein würde. Das spricht sich auch darin aus, dass spaltöffnungsärmere, resp. spaltöffnungsfreie Blattflächen unter gleichen Bedingungen weniger Wasserdampf abgeben, als spaltöffnungsreichere Blattflächen. Spaltöffnungen, resp. Lenticellen sind ebensowohl wie Cuticula, resp. Korkschichten in ungleichem Grade für die Ausgabe von Wasserdampf geeignet. Es ist ja ohne Weiteres einleuchtend, wie, ebenso wie für Gasaustausch, enge Spalten, Existenz eines Vorhofes, sowie geringe Weite der Intercellularräume für die Transpiration ungünstig sind. Ebenso muss diese mit Erweiterung der Spalten erhöht, mit Verengerung der Spalten herabgedrückt werden, und solche Variationen der Spaltweite vollziehen sich, wie früher mitgetheilt ist, unter dem Einfluss verschiedener äusserer Verhältnisse. Da allgemein mit einem gewissen Welken ein Schluss der Spalten eintritt, so ist hiermit ein weiterer Faktor gegeben, durch welchen die Wasserabgabe aus welkenden Pflanzen eingeschränkt wird.

Bei den beblätterten Pflanzen wird die grösste Menge des verdampfenden Wassers aus den Blättern abgegeben, wie schon Hales[1] fand, welcher unter denselben äusseren Bedingungen die Transpiration von sonst gleichartigen Zweigen verglich, die z. Th. mit Blättern versehen, z. Th. ihrer Blätter beraubt waren. Nach den Versuchen mit Zweigen von Apfelbaum, Ulme, Vogelbeere, Eiche u. a. Holzpflanzen, sowie mit Hopfen transpirirten die entblätterten Zweige nur $^1/_5$ bis $^1/_{30}$ der Wassermenge, welche die beblätterten Zweige abgaben. Ebenso haben Guettard[2]), Hartig[3]), Wiesner und Pacher[4]), sowie Eder[5]) gezeigt, dass sowohl jüngere als ältere entblätterte Zweige eine verhältniss-

---

1) Statik 1748, p. 580. 2) Histoire de l'Académie royale 1748, p. 580.
3) Bot. Ztg. 1863, p. 260. 4) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5.
5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 267.

mässig nur geringe Menge Wasserdampf verlieren. Die überwiegende Transpiration seitens der Blätter erklärt sich naturgemäss aus deren relativ ansehnlicher Oberfläche und ferner aus der meist erheblicheren Zahl von Spaltöffnungen. An älteren Zweigen schränken zudem gebildete Korkschichten die Wasserabgabe gewöhnlich in höherem Grade ein, als es die an jugendlicheren Zweigen vorhandene und an Blättern bleibende Cuticula thut.

Auf gleiche Oberfläche bezogen, werden übrigens keineswegs immer die Blätter die stärkst transpirirenden Pflanzentheile sein, denn, nach dem raschen Welken zu urtheilen, dürften jüngere Wurzeln ansehnlicher als Blätter transpiriren, und dasselbe dürfte wohl auch öfters beim Vergleich jugendlicher Zweige mit älteren Blättern herauskommen. Noch mehr müsste solches hervortreten, wenn die Transpiration nicht auf die Oberfläche, sondern auf Volumen oder Trockengewicht bezogen würde, ein Verfahren, welches unter Umständen gewisse Vortheile bieten mag[1], indess gewöhnlich weniger geeignet ist, einen anschaulichen Maassstab sowohl für die Wasserabgabe aus verschiedenen Pflanzentheilen, als auch für die Vergleichung der Wasserverdunstung aus Pflanzen gegenüber einer Wasserfläche oder von Wasser durchtränktem Papier u. dgl. zu liefern.

Durchgehends verdampfen Blätter oder andere pflanzliche Organe bei gleicher Oberfläche und unter gleichen Bedingungen weniger Wasser als eine freie Wasserfläche, wie das schon von Hales beobachtet, von Unger[2], sowie von Sachs[3] bestätigt wurde. Unger stellte Versuche mit Blättern aus der Mitte des Stengels von Digitalis purpurea an, in welchen die verdampfte Wassermenge auf eine Oberfläche der Blätter, resp. der in einer Schale befindlichen Wasserfläche von 5000 qmm berechnet wurde. Aus den während 31 Tagen fortgesetzten Beobachtungen ergibt sich, dass die Transpiration der freien Wasserfläche 1,4 bis 6,9 mal grösser ausfiel, als die Wasserabgabe der Blätter. Denn in diesen extremen Fällen transpirirten während 24 Stunden 5000 qmm Blattfläche 3,232 gr, resp. 1,232 gr Wasser, während eine gleich grosse Wasserfläche 4,532 gr, resp. 8,459 gr Wasser abgab. Gegenüber einer freien Wasserfläche dürfte auch mit Wasser durchtränktes Filtrirpapier oder Pergamentpapier zurückstehen[4], obgleich die Transpiration dieser Objekte, so lange dieselben wenigstens mit Wasser gesättigt sind, bei gleichen Bedingungen im Allgemeinen ansehnlicher sein wird, als die Abgabe von Wasserdampf aus selbst lebhaft transpirirenden Blättern[5]. Es ist übrigens einleuchtend, warum insbesondere die nur weniger Wasser imbibirenden verkorkten oder cuticularisirten Zellwandungen weniger Wasserdampf abgeben, als mit Wasser reichlich durch-

1) Vgl. Höhnel, Ueber die Transpirationsgrosse d. forstl. Holzgewächse 1879, p. 24. Separatabz. aus Mittheilg. d. forstl. Versuchswesens Oesterreichs Bd. 2, Hft. 1.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 206.

3) Experimentalphysiol. 1865, p. 231.

4) So fand es Baranetzky (Bot. Ztg. 1872, p. 62 Anmerkung), als er eine mit Pergamentpapier bedeckte mit einer freien Wasserfläche verglich. Nach diesem Autor muss es begünstigenden Transpirationsbedingungen zugeschrieben werden, dass Sachs (Experimentalphysiologie p. 231) für eine durchfeuchtete Thierblase eine ansehnlichere Wasserverdampfung als für eine freie Wasserfläche fand.

5) Vgl. Knop, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 250.

tränktes Papier oder eine freie Wasserfläche, und die Erfahrung lehrt, dass auch bei Existenz zahlreicher Spaltöffnungen dennoch Blätter weniger transpiriren. Es war solches kaum anders zu erwarten, da durch die engen Spalten Wasserdampf immerhin nur langsam nach Aussen befördert wird, und so an der allerdings ansehnlichen Oberfläche der die Intercellularräume begrenzenden Wandungen nur wenig Wasserdampf entsteht, weil eben die Intercellularluft immer nahezu dampfgesättigt bleibt. Ebenso kann es nicht überraschen, dass, wie es Unger fand, das Verhältniss zwischen dem von einer Wasserfläche und einem Pflanzenblatt verdampfenden Wasser veränderlich ist und insbesondere auch nach äusseren Bedingungen Schwankungen unterliegt. Ohne auf alle maassgebenden Faktoren einzugehen, erinnere ich nur daran, dass eine derartige Abweichung schon als Folge des mit verstärkter Transpiration sinkenden Gehaltes an Imbibitionswasser und der besonderen Einwirkungen äusserer Einflüsse auf den Zustand pflanzlicher Organe erzielt werden muss.

Methodisches. In den zum Nachweis der Transpiration angewandten Untersuchungsmethoden wird entweder das verdampfende Wasser aufgesammelt oder aus dem Gewichtsverlust der zu prüfenden Pflanzen bestimmt, oder auch aus der in eine Pflanze aufgenommenen Wassermenge auf das in Dampfform ausgegebene Wasser geschlossen. Nach solchen Principien ausgeführte Bestimmungen sind übrigens schon seit alter Zeit in Anwendung gekommen, indem schon Woodward[1] die Transpiration durch Wägung ermittelte, Mariotte[2] und ebenso Guettard[3] das verdampfende Wasser aufsammelten, und Hales in seinen classischen Untersuchungen neben anderen Methoden auch die Messung des aufgesogenen Wassers zur Ermittlung der Transpiration verwandte. Ohne die von einzelnen Autoren in mannigfachen Modificationen angewandten Untersuchungsmethoden im Einzelnen näher zu beleuchten, soll an dieser Stelle zunächst auf die zur Demonstration verwendbaren Methoden hingewiesen werden. Um aus dem Gewichtsverlust die Transpiration zu messen, eignet sich die in Fig. 20 (p. 135) abgebildete Zusammenstellung, welche zugleich durch das Fallen der Wassersäule in dem graduirten Rohre *n* die Menge des in die Pflanze aufgenommenen Wassers zu bestimmen und mit dem verdampfenden Wasser zu vergleichen gestattet. In das Gefäss *g* können ebensowohl Zweige, als auch in Wasserkultur erzogene Pflanzen eingestellt werden. Anstatt die Pflanze mit Hülfe eines durchbohrten und eventuell halbirten Korkes in ein Gefäss dampfdicht einzusetzen, kann es unter Umständen vortheilhafter sein, das Wasser zur Verhütung von Verdampfung mit einer Oelschicht zu bedecken und durch diese die transpirirenden Theile von den im Wasser befindlichen und aufnehmenden Theilen zu separiren, eine Methode, welche u. a. von Unger[4] angewandt wurde. Handelt es sich darum, in Blumentöpfen kultivirte Pflanzen zu verwenden, so kann man nach dem Vorgange Unger's (l. c. p. 192) die Töpfe in einen Glascylinder einsetzen, auf dessen abgeschliffenen Rand ein halbirter Glasdeckel angepasst wird, welcher durch eine Oeffnung den oberirdischen Theil der Pflanze in die Atmosphäre ragen lässt. Sind die Töpfe zu gross, so empfiehlt es sich, Zinkkästen zu wählen[5], welche, wenn sie mit gut schliessendem Deckel versehen sind, einen Gewichtsverlust durch Abgabe von Wasser aus der Erde und den Topfwandungen vermeiden lassen.

Durch das Beschlagen einer über eine Pflanze gestülpten Glocke wird unmittelbar die Wasserverdampfung veranschaulicht, und wenn unter die Glocke ein Gefäss mit Chlorcalcium gebracht wird, so ist aus der Gewichtszunahme dieses die Ausgiebigkeit der Transpiration zu ermitteln. Mit Hülfe dieser Methode kann auch die Transpiration an einzelnen

---

1) Philosophical transactions 1699, Bd. 21, Nr. 253, p. 198.

2) Oeuvres de Mariotte 1717, p. 135.

3) Histoire de l'Académie royale Paris 1748, p. 571.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 362.

5) Mit solchen operirte u. a. Höhnel. (Ueber die Transpirationsgrösse forstl. Holzgewächse 1879, p. 4.)

mit der Pflanze in Verband bleibenden Theilen festgestellt werden, wovon noch weiterhin die Rede sein wird. — Die Messung der Wasseraufnahme kann natürlich nur dann ein annähernd genaues Resultat ergeben, wenn Aufnahme und Ausgabe von Wasser gleich ausfallen; übrigens ist hiervon und von geeigneten Apparaten in § 20—23 geredet worden. Dagegen liefern Gewichtsverlust und Aufsammeln von Wasser genügend genaue Resultate, da die Gewichtsabnahme, resp. Gewichtszunahme, welche eine Pflanze durch Athmung, resp. Produktion organischer Substanz erfährt, in kürzerer Zeit verhältnissmässig gering ist und da ausser den bei den genannten Prozessen in Betracht kommenden Gasen andere Stoffe nicht, oder wenigstens in nur sehr untergeordneter Menge ausgegeben werden. Die kleinen Quantitäten ätherischer Oele und anderer flüchtiger Stoffe, welche thatsächlich manche Pflanzen verlieren, fallen der Regel nach kaum ins Gewicht, und das aufgesammelte Wasser lässt, wie schon Hales und Senebier[1] fanden, höchstens sehr geringe Mengen fester Bestandtheile beim Verdampfen zurück.

Die Einrichtung der Apparate, welche von Vesque[2], resp. von Eder[3] und von Krutizky[4] angewandt wurden, um die verdampfende, resp. in der Pflanze aufgesogene Wassermenge zu registriren, möge in den Originalarbeiten nachgesehen werden. — Zur Ermittlung der Oberfläche von Blättern oder anderen ebenen Pflanzentheilen kann eine in Quadrate von bekannter Grösse getheilte Tafel aus Glas oder anderem Materiale, oder auch ein entsprechend construirtes Drahtnetz dienen, wobei dann natürlich in den nicht völlig bedeckten Quadraten die Grösse des überdeckten Areales abgeschätzt werden muss[5]. Ebenso gute oder noch bessere Resultate erhält man, indem man ein Blatt auf Papier aufzeichnet und die Fläche des ausgeschnittenen Papierblattes durch Wägung ermittelt, was sehr annähernd möglich ist, sobald man möglichst homogenes Papier anwendet und das Gewicht eines Stückes von bekannter Oberfläche zuvor bestimmt. Um einen Abdruck des Blattes zu erhalten, empfiehlt es sich, dieses auf ein mit etwas Kalibichromat getränktes Papier zu legen und dann einige Zeit dem Lichte zu exponiren. Die allerdings grössere Genauigkeit, welche hinsichtlich der Flächenmessung mittelst eines Planimeters erreicht werden kann, wird wohl selten nöthig sein[6].

Die Bedeutung von Cuticula und Spaltöffnungen. In § 10 ist mitgetheilt, dass auch sehr stark entwickelte und mit wachsartigen und harzartigen Stoffen reichlich imprägnirte Cuticula immer noch Wasser passiren lässt, und hieraus ergibt sich zugleich, dass solche Cuticula auch noch Wasserdampf abgibt. Dieses lässt sich leicht erweisen, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite eines Blattes von Ficus elastica, Ilex aquifolium oder anderer Pflanzen eine kleine Glasglocke mit Glaserkitt oder Klebwachs möglichst dicht aufsetzt. Insbesondere dann, wenn die Transpiration der anderen Blattseite durch Auflegen auf Wasser oder durch Bedecken mit Kitt aufgehoben ist, macht sich die Ausgabe von Wasserdampf aus der stark cuticularisirten Epidermis bald durch Beschlagen der Glocke bemerklich. Ebenso ergibt sich auch aus den weiterhin mitzutheilenden Versuchen Garreau's, in denen die Transpiration beider Blattflächen vergleichend bestimmt wurde, dass spaltöffnungsfreie Cuticula Wasserdampf abgibt, und wenn von diesem Autor für die Blattoberseite von Hedera helix ein negatives Resultat erhalten wurde, so muss dieses zufälligen Verhältnissen zugeschrieben werden, da in der That in der oben angegebenen Weise auch für diese Pflanze die Transpiration aus der Blattoberseite nachzuweisen ist. Welche Umstände es veranlassten, dass Eder[7] für mit Wachs und Fett imprägnirte Epidermis keine Abgabe von Wasserdampf fand, lasse ich dahingestellt, jedenfalls stimmt dieser Befund nicht mit den Thatsachen überein, welche an völlig turgescenten Blättern leicht constatirt werden können (vgl. auch § 10).

---

1) Physiologie végétale 1800, Bd. IV, p. 80. (Vgl. die Literatur bei Treviranus, Physiologie Bd. I, p. 493.)

2) Annal. d. scienc. naturell. 1868, VI sér., Bd. 6, p. 186.

3) Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf 1875, p. 106. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 72, Abth. 1.

4) Bot. Ztg. 1878, p. 161.

5) Hales, Statik 1748, p. 2; Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 42, p. 195.

6) Flächenmessung mittelst Planimeter wurde ausgeführt von F. Haberlandt, Wiss.-prakt. Unters. aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 140.

7) L. c. p. 102.

Die Abgabe von Wasserdampf aus gut entwickelter Cuticula ist freilich relativ gering. Während z. B. ein unverletzter Apfel in einem Versuche J. Boussingault's[1]) 0,005 gr Wasser pro 1 Stunde und 1 qcm Oberfläche transpirirte, verlor ein geschälter Apfel unter denselben Bedingungen 0,277 gr Wasser, also 55mal soviel. Aehnliche Resultate liefern auch Pflaumen und Stammstücke von Cactus, deren im gesunden Zustand geringe Transpiration übrigens zum Theil durch die vorhandenen Spaltöffnungen vermittelt wird. Das Transpirationsverhältniss zwischen geschälten und ungeschälten Aepfeln ist nicht unter allen Bedingungen dasselbe, da nach Just[2] der geschälte Apfel an eine durch Chlorcalcium trocken gehaltene Luft bei 21° C. 13,2 mal, bei 46° aber nur 5,9 mal soviel Wasser als der ungeschälte Apfel abgab. Es mag dieses Resultat theilweise in dem Schutze begründet sein, welchen die austrocknenden peripherischen Zellwandungen den tieferliegenden Zellen am geschälten Apfel gewähren.

Das schnelle Welken von Wasserpflanzen und Wurzeltheilen lehrt, dass die Cuticula ihre wenig durchlässigen Eigenschaften der Imprägnation mit wachsartigen und harzartigen Stoffen wesentlich verdankt, wie das auch Garreau[3] hervorhob. Dieser constatirte, dass mit Abwischen der die Benetzung verhindernden Wachsschicht die Durchlässigkeit für flüssiges Wasser gesteigert wird, und gleiches gilt auch nach F. Haberlandt[4] hinsichtlich der Transpiration. Es verdunsteten nämlich Rapsblätter, deren Wachsüberzug einfach abgewischt war, pro Tag und qdm 4,03, resp. 4,63 gr Wasser, während andere ähnliche Blätter, denen der Wachsüberzug gelassen war, nur 3,6 gr, resp. 3,03 gr Wasser unter denselben Bedingungen abgaben. Unger[5] erhielt allerdings sogar etwas kleinere Verdampfungswerthe für ein Blatt, dessen Oberseite er mit etwas Alkohol abgewaschen hatte; indess ist auf dieses einzelne Experiment kein besonderer Werth zu legen, da sich zudem ernstliche Bedenken dagegen geltend machen lassen.

Uebrigens transpiriren auch Blattflächen, welche für Wasser nicht benetzbar sind und deshalb flüssiges Wasser nicht aufzunehmen vermögen. Es ist dieses auch leicht verständlich, da, so gut wie durch eine adhärirende Luftschicht, auch durch eine die Benetzung verhindernde Wachsschicht noch gasformiges Wasser seinen Weg findet, während mit Vermeidung der Adhäsion flüssiges Wasser selbst in enge Poren nicht eindringen kann. Aus Versuchen von Laspeyres[6] ergibt sich auch, dass Wasserdampf in merklicher Menge durch eine Fettschicht zu dringen vermag, und ebenso lehren Experimente J. Boussingault's[7], dass mit einer Fettschicht überzogene Blätter noch Wasser abgeben. Voraussichtlich werden auch Bedeckung mit Staub, sowie Behaarung, schon weil dadurch der Luftwechsel verringert wird, die Transpiration herabdrücken. Vielleicht war die Entfernung von Staubtheilchen u. dgl. die Ursache, dass, wie Haberlandt l. c. p. 130 fand, zuvor in Wasser eingetauchte Blätter schneller eintrockneten, als solche, mit denen eine derartige Operation nicht vorgenommen worden war. Die Behaarung spielt zweifellos bei der Regulation der Transpiration eine Rolle, doch lässt sich nicht sagen, wie weit durch jene die Wasserverdampfung herabgedrückt wird, da entscheidende Versuche fehlen, Vergleichung der Blätter verschiedener Pflanzen, welche u. a. Treviranus[8] und Unger[9] als Argumente benutzen, aber nicht maassgebend sein kann.

Die wesentliche Bedeutung der Spaltöffnungen für die Transpiration ergibt sich daraus, dass durchgehends diejenige Blattseite die grösste Wassermenge abgibt, welche am reichlichsten mit Spaltöffnungen besetzt ist. Von den in dieser Richtung angestellten Ver-

1) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 349. — Aehnliche Versuche stellte schon Nägeli an (Sitzungsb. d. Münchner Akad. 1861, I, p. 238), ebenso Eder l. c. — Vgl. auch de Candolle, Physiolog., übers. von Röper Bd. I, p. 90.

2) Beiträge zur Biologie von Cohn 1875, Bd. I, Heft 3, p. 11.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 322.

4) Wissenschaftl.-prakt. Untersuchungen aus d. Gebiete d. Pflanzenbaues 1877, Bd. 2, p. 156.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 339.

6) Annal. d. Physik u. Chemie 1878, N. F., Bd. 2, p. 478.

7) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 357.

8) Physiologie 1835, Bd. I, p. 489.

9) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 210.

suchen sind namentlich die von Garreau[1]) hervorzuheben. Dieser benutzte zwei gleichgrosse tubulirte Glasglocken, welche, wie es Fig. 21 zeigt, auf die Oberseite, resp. Unterseite desselben Blattes aufgesetzt und mit Hülfe eines aus Wachs, burgundischem Pech und Fett bereiteten Kittes dicht angeschlossen wurden. Mittelst der Korke *s* und *s'* sind offene und mit Oel gesperrte Manometer *m* und *m'* eingesetzt, und in jede Glocke ist ein Schälchen mit Chlorcalcium *c* und *c'* gebracht, aus dessen Gewichtszunahme sich die transpirirte Wassermenge ergibt. Von den zahlreichen Versuchen seien hier folgende mitgetheilt:

	Grösse der transpirirenden Blattflächen qcm	Verhältnisszahl der Spaltöffnungen		In 24 Stunden transpirirtes Wasser gr
Atropa belladonna	40	Oben	10	0,48
		Unten	55	0,60
Syringa vulgaris	20	Oben	100	0,30
		Unten	150	0,60
Althaea officinalis	20	Oben	20	0,30
		Unten	110	0,30
Verbena urticaefolia	40	Oben	0	0,23
		Unten	100	0,40
Tilia europaea	20	Oben	0	0,20
		Unten	60	0,49
Hedera Helix	20	Oben	0	0,00
		Unten	90	0,04



Fig. 21.

Nach Höhnel[2]) ändern sich die für Transpiration gefundenen Werthe etwas, wenn die Blätter umgekehrt werden, indem aus naheliegenden Gründen in obiger Zusammenstellung die an die Blattflächen grenzende Luftschicht nicht in gleichem Grade Wasserdampf enthalten wird. Nach unserem Autor sollen, wenn durch die Glocken ein trockener Luftstrom geleitet wird, Zahlen für die Transpiration erhalten werden (es sind diese nicht mitgetheilt), welche einer stärkeren Begünstigung der Transpiration durch die Spaltöffnungen entsprechen. Immerhin aber genügen obige Zahlen, um zu zeigen, dass auch durch die Cuticula Wasserdampf abgegeben wird, und demgemäss schon eine einfache Proportionalität zwischen Zahl der Spaltöffnungen und Transpiration nicht bestehen kann. Dass ebenso eine einfache Beziehung zwischen dem Volumen des luftführenden Intercellularsystems und der Wasserverdampfung aus Blättern nicht erwartet werden darf, ist einleuchtend, und ergibt sich auch aus den bezüglichen, von Unger[3]) angestellten Versuchen. Uebrigens wird sich die Transpiration um so mehr durch Spaltöffnungen begünstigt zeigen, je weniger durchlässig die Cuticula ist, und dieses spricht sich offenbar in den von Garreau mit Hedera Helix gewonnenen Zahlen aus, zu welchen bemerkt werden muss, dass thatsächlich die Oberseite des Epheublattes bei kürzerer Versuchsdauer nachweisbare Mengen von Wasserdampf durch-

1) Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 336. — Eine ähnliche Methode wurde auch von Unger l. c. p. 327 und in unvollkommener Weise von E. Risler angewandt. (Archiv d. scienc. physiqu. et naturell. de Génève 1871, Bd. 42, p. 236.)

2) Ueber den Gang d. Wassergehaltes und der Transpiration bei Entwicklung d. Blattes 1878, p. 23. Separatabz. aus Wollny, Forschungen auf d. Gebiete d. Agrikulturphysik Bd. I.

3) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 342.

lässt. — Nach Versuchen Unger's (l. c. p. 340) hat die Wasserverdampfung einer Blattseite einen merklichen Einfluss auf die Transpiration der anderen Blattseite, doch bedarf diese Angabe kritischer Prüfung, da die bezüglichen Experimente ziemlich mangelhaft sind. Unger setzte nämlich einen Trichter auf nur eine Blattseite auf und fand, dass sich in diesem mehr Wasser condensirte, wenn die andere Blattseite bedeckt war, als wenn sie ungehindert transpiriren konnte.

Die ungleiche Bedeutung der beiden Blattseiten für die Transpiration wurde schon von Guettard[1]) und von Bonnet erkannt. Letzterer legte zwei gleichförmige Blattseiten aufeinander, oder bestrich diejenige Blattseite, welche nicht transpiriren sollte, mit Oel. Nach diesem Princip haben dann fernerhin auch Dehérain[2]), Eder (l. c.) und J. Boussingault[3]) Versuche angestellt, in denen ausser Oel auch feste Fette, Spirituslacke und Collodium zur Anwendung kamen.

In etwas anderer Weise versuchte Merget[4]) die Transpiration zu ermitteln, nämlich indem er Papier mit einem Gemisch aus Eisenchlorür und Palladiumchlorür bedeckte, dessen im trockenen Zustand gelblichweisse Farbe bei Aufnahme von Wasser durch dunkle Töne endlich in schwarz übergeht. Als solches Papier den Blättern angelegt wurde, zeichneten sich die stärker transpirirenden und so namentlich die spaltöffnungsführenden Blattflächen durch schnellere Dunkelfärbung aus.

Die verhältnissmässig schwierige Permeabilität von Korkschichten geht gleichfalls aus Versuchen Nägeli's und Eder's hervor, in welchen, analog wie beim Apfel, die Transpiration unverletzter und von ihrer Schale befreiter Kartoffeln miteinander verglichen wurde. Auch lehren Erfahrungen Eder's, dass eine ältere rissige Korkschicht immerhin noch die Transpiration merklich einschränkt. Die Begünstigung der Transpiration durch Lenticellen, ferner die Fähigkeit von Korkzellwandungen, etwas Wasserdampf durchzulassen, zeigen Experimente G. Haberlandt's[5]), in denen die Transpiration von Zweigen, deren Lenticellen offen waren, und anderen, deren Lenticellen mit Asphaltlack geschlossen waren, vergleichend studirt wurde. Unter diesen Umständen gab z. B. ein Zweig von Sambucus nigra, dessen Lenticellen verklebt waren, 7,66 Proc. seines Wassergehaltes ab, während er ohne die Verschliessung der Lenticellen 10,6 Proc. Wasser abgegeben haben würde. — Einige weitere Angaben über die Bedeutung von Blattnarben für die Transpiration, sowie über Wasserverdampfung aus älteren und jüngeren Zweigen sind bei Wiesner und Pacher[6]), sowie bei Eder (l. c.) zu finden.

Die relativ geringe Transpiration lederartiger Blätter, ferner saftiger Blätter von Crassulaceen, der Stengel von Cactus u. a. ist, wie in den meisten derartigen Fällen, namentlich durch die Qualität der Cuticula und das Fehlen oder die geringe Weite der Spaltöffnungen, erreicht, denen sich als wesentlich maassgebender Faktor, bei massigeren Pflanzentheilen, die im Verhältniss zur Masse geringe Oberfläche zugesellt. Vermöge dieser geringen Transpirationsfähigkeit werden solche Pflanzen geeignet, noch in einem Klima sich zu erhalten, in welchem die Mehrzahl unserer einheimischen Phanerogamen bald durch Austrocknen zu Grunde gehen würden, und es ist ja bekannt, dass ein Cactus oder ein Sempervivum, selbst nach wochenlangem Aufenthalt in trockener Luft, noch nicht durch Wasserverlust getödtet ist, während unter den gleichen Bedingungen eine krautige Pflanze vielleicht schon in 12 Stunden zu Grunde geht.

Mit den Entwicklungsstadien ändert sich die Transpiration. Gleich grosse Blattflächen ergeben nach Höhnel[7]) an ganz jugendlichen Blättern die stärkste Transpiration, diese nimmt dann zunächst etwas ab, um zu einem zweiten, jedoch geringeren Maximum zu steigen, und dann von neuem sich zu vermindern. Das Hauptmaximum erklärt sich aus

1) Histoire de l'Académie royale de Paris 1748, p. 579 u 1749, p. 292.

2) Annal. de scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 22.

3) Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 353.

4) Compt. rend. 1878, Bd. 78, p. 293.

5) Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen 1875, p. 17. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 72, Abth. 1.

6) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5.

7) Ueber den Gang d. Wassergehaltes und der Transpiration bei d. Entwicklung d. Blattes 1878, p. 28. Separatabz. aus Wollny, Forschungen auf d. Geb. d. Agrikulturphys. Bd. I, Heft 4.

der geringen Ausbildung der Cuticula an jugendlichen Blättern. Während dann aber in Folge der Ausbildung der Cuticula die Transpiration abnimmt, erfolgt das Oeffnen der sich entwickelnden Spaltöffnungen, und diesem Umstand entspringt das erwähnte secundäre Maximum. Aus diesen hauptsächlichen Faktoren findet der bezeichnete Gang der Transpirationsfähigkeit seine naturgemässe Erklärung; doch mögen wohl in manchen Fällen noch andere Umstände mehr oder weniger mitbestimmend und modificirend eingreifen, und so lässt sich nicht sagen, ob die mit Obigem nicht in jeder Hinsicht übereinstimmenden Angaben anderer Autoren [1] auf mangelhaftere Untersuchungsmethoden oder auf die specifische Eigenschaft der gewählten Objecte zu schieben sind.

Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Transpiration.

§ 25. Da, wie schon früher bemerkt, äussere Einwirkungen sowohl direkt als indirekt auf die Transpiration influiren, so ist der Erfolg nicht nach der Wasserverdunstung zu beurtheilen, welche eine Wasserfläche unter gleichen Umständen ergibt. Allerdings werden alle diejenigen Verhältnisse, welche die Verdunstung an einer freien Wasserfläche steigern, auch eine vermehrte Transpiration aus der Pflanze anstreben, doch ist die thatsächlich transpirirte Wassermenge immer die Resultante aus allen Bedingungen, und demgemäss wird die Transpiration der Pflanze im Allgemeinen in einem andern Verhältniss zunehmen, als an einer freien Wasserfläche. Es ist übrigens durchaus nicht leicht und nicht für alle Fälle ermittelt, welchen Antheil direkte und indirekte Wirkungen an den durch äussere Agentien erzielten Schwankungen der Transpiration haben.

Wir werden hier nur solche Einwirkungen ins Auge zu fassen haben, durch welche eine Tödtung der Pflanzen nicht erzielt wird. Mit der Tödtung wird übrigens die Verdampfung gesteigert, wie schon das schnelle Austrocknen getödteter Pflanzentheile vermuthen lässt, und auch direkte Versuche von Mohl [2], Nägeli [3] und Just [4] lehren. In diesen Versuchen ist indess nicht auseinandergehalten, welcher Antheil einerseits allfälligen Aenderungen in der Cuticula, resp. der Korkschicht, anderseits der Tödtung der Zellen und den damit geschaffenen anderen Verhältnissen zufällt.

Der bedeutende Einfluss, welchen die grössere oder geringere Dampfsättigung der Luft auf die Transpiration hat, ist seit den Beobachtungen von Hales allgemein bekannt. Ohne näher hierauf einzugehen, sei bemerkt, dass u. a. in einem Versuche Unger's [5] mit zwei gleichartigen Ricinuspflanzen die in einem nahezu dampfgesättigten Raume gehaltene Pflanze ungefähr nur den zehnten Theil der Wassermenge transpirirte, welchen die andere Pflanze in einer Luft verlor, deren Feuchtigkeitszustand 91,5 Proc. betrug. Schon dieserhalb steigert bewegte Atmosphäre die Verdampfung, indem sie bewirkt, dass die durch die

---

1) Literatur: Guettard l. c.; Meyen, Pflanzenphysiologie 1838, Bd. 2, p. 102; Fleischmann, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 182; Dehérain, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 10; Barthélemy, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1081; Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI sér., Bd. 4, p. 89.

2) Bot. Ztg. 1847, p. 323. 3) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, Bd. I, p. 262.

4) Beiträge zur Biologie von Cohn 1875, Bd. I, p. 24.

5) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 203.

Transpiration der Pflanze dampfreicher werdenden Luftschichten schnell durch relativ trockenere Luft ersetzt werden.

Wie der sinkende Wassergehalt einer Pflanze die Transpiration sowohl deshalb herabdrückt, weil mit verringerter Wassermenge die imbibirten Wassertheilchen mit grösserer Kraft zurückgehalten werden, und ausserdem die mit dem Welken erzielte Schliessung der Spaltöffnungen in gleichem Sinne wirksam ist, wurde schon erwähnt. Aus diesen Faktoren erklärt es sich, warum im trockenen Boden die Transpiration sich vermindert, eine Einpressung von Wasser aber dieselbe steigert, warum überhaupt im Allgemeinen eine Zunahme der Transpiration erfolgt, wenn die Wasseraufnahme die Wasserabgabe überwiegt und die Pflanze dieserhalb an Vegetationswasser bereichert wird [1]).

In einem dampfgesättigten Raume vermag eine Pflanze natürlich Wasserdampf abzugeben, sobald sie wärmer als die umgebende Luft ist. Als Erfolg der Lebensthätigkeit wird durch Athmungsprozesse eine solche Erwärmung erzielt, welche freilich meist nur gering ist, jedoch, wie später gezeigt wird, zuweilen ansehnlichere Werthe erreicht. In diesem Falle, so von dem Blüthenstand von Arum maculatum und anderer Aroideen, wird in die Luft eine erhebliche Menge von Wasserdampf getrieben, welcher sich an den Wandungen eines umgebenden Gefässes condensirt. Natürlich bringt eine jede andere Erwärmung einen analogen Effekt hervor, und auch Wärme- und Lichtstrahlen müssen in diesem Sinne wirken, wenn sie, was ja häufig eintritt, den Pflanzenkörper mehr als die umgebende Luft erwärmen. Umgekehrt wird die Transpiration herabgedrückt, sobald die Pflanze kühler als die Luft ist, und deshalb die umgebende Atmosphäre der Pflanze gegenüber relativ dampfgesättigt ist. Da die Wasserverdampfung auf eine Abkühlung hinarbeitet, ist dieserhalb ein weiterer Faktor gegeben, welcher für die Regulation der Transpiration in Betracht kommt. Ist die umgebende Luft, in Bezug auf die in der Pflanze gegebenen Zustände, vollkommen dampfgesättigt, so wird wohl sicher Transpiration nicht stattfinden und in allen den Beobachtungen, in welchen eine Wasserverdampfung in einem dampfgesättigten Raume constatirt wurde, war wohl diese relative Dampfsättigung nicht hergestellt [2]). Die Transpiration in einer wirklich dampfgesättigten Luft wird somit immer eine höhere Wärme der Pflanzentheile anzeigen, doch kann die verdampfende Wassermenge nicht ohne weiteres ein höheres Maass für den Temperaturüberschuss in der Pflanze, also auch nicht für die Eigenwärme abgeben [3]), da die Wasserverdampfung aus Pflanzen und von einer freien Wasserfläche nicht commensurabel sind.

Die Temperatur der Pflanze und der Luft hat in jedem Falle,

---

1) Vgl. hierüber § 23. — Andere auf unser Thema bezügliche Beobachtungen u. a. bei Mohl, Bot. Ztg. 1847, p. 323; Wiesner u. Pacher, Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 5 (über Abnahme der Transpiration mit sinkendem Wassergehalt); Höhnel, Ueber d. Transpirationsgrösse forstl. Holzgewächse 1879, p. 22 (Einfluss d. Bodenfeuchtigkeit); J. Boussingault, Agronomie, Chimie agricole etc. 1878, Bd. 6, p. 309 (Einpressung von Wasser).

2) Vgl. die Beobachtungen von Böhm, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1863, Bd. 48, p. 15 d. Separatabzugs; Eder, ebenda 1875, Bd. 72, p. 328. Ferner Sachs in der unten citirten Arbeit und Knop, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 253.

3) Die Messung der Eigenwärme einer Pflanze aus der verdampfenden Wassermenge wurde vorgeschlagen von Sachs (Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 26, p. 326).

wie bei aller Wasserverdampfung, einen direkten Einfluss auf die Transpiration, und ausserdem werden auch mehr oder weniger indirekte Wirkungen in Betracht kommen, z. B. indem Turgor der Zellen, Wasseraufnahme und Wasserbewegung von den Temperaturzuständen abhängen. Uebrigens transpiriren Pflanzen immer noch merklich bei Temperaturen unter Null. Burgerstein[1] konnte für beblätterte Zweige von Taxus baccata bei —10,7° C. eine merkliche Transpiration feststellen, und gleiches fanden Wiesner und Pacher[2] für blattlose Rosskastanienzweige, während die Temperatur dauernd unter Null lag und zuweilen bis —13° C. sank. Der Akt des Temperaturwechsels muss natürlich auch auf die Transpiration influiren, da u. a. Luft und Pflanze nicht gleich schnell dem Gange der Temperatur folgen und eine Ausdehnung der in der Pflanze eingeschlossenen dampfgesättigten Luft die Ausgabe von Wasserdampf begünstigt. Uebrigens wirkt ein Temperaturwechsel in weit höherem Grade auf die Transpiration selbst, als auf die Aufnahme von Wasser in die Pflanze[3].

Die sichtbaren Strahlen des Spektrums müssen, sobald sie in der Pflanze in Wärmebewegung umgesetzt werden, in gleichem Sinne wie eine auf anderem Wege erzielte Erwärmung auf die Transpiration wirken. Ausserdem sind aber noch andere Einflüsse der Beleuchtung auf die Pflanze bekannt, welche sicher nicht spurlos an der Transpiration vorübergehen. Ich erinnere an die mit der Beleuchtung variable Weite der Spaltöffnungen, an die täglichen Aenderungen der Gewebespannung und an den durch Kohlensäurezersetzung in beleuchteten grünen Pflanzen veranlassten Gasaustausch. Nach den bis dahin vorliegenden Untersuchungen ergibt sich als Resultante eine Vermehrung der Transpiration mit der Beleuchtung, eine Verminderung im Dunklen, doch ist die Differenz nicht sehr ansehnlich, so lange nur diffuses Licht in Betracht kommt. Bei direkter Besonnung aber wird die ansehnlich gesteigerte Transpiration wesentlich eine Folge der Erwärmung des Pflanzenkörpers sein. Ausser diesen Effekten, welche auch an ausgewachsenen Pflanzentheilen zu Stande kommen, werden Ausbildung und Eigenschaften der Pflanzentheile und damit deren Transpirationsfähigkeit durch die während der Entwicklung herrschenden Beleuchtungsverhältnisse beeinflusst. So transpiriren etiolirte Pflanzen, wie schon Dutrochet bemerkte und Wiesner[4] bestätigte, stärker als im Licht erwachsene Pflanzen, offenbar weil im Dunklen die Zellwandungen eine qualitativ andere Beschaffenheit annehmen[5]. Aus gleichem Grunde wird es auch zu erklären sein, dass, wie Höhnel[6] fand, im Schatten erwachsene Topfpflanzen späterhin unter gleichen Bedingungen mehr Wasserdampf ausgeben, als bei stärkerer Beleuchtung erzogene Pflanzen derselben Art.

Lichteinfluss. Die älteren Versuche von Guettard, Duhamel, Senebier, de Candolle über den Einfluss des Lichtes auf die Transpiration sind nicht derartig ausgeführt, dass sie als Beweis für die Vermehrung der Wasserverdampfung in diffusem Licht angesehen wer-

1) Oesterreich. Bot. Zeitschrift 1875, Nr. 6. 2) Ebenda 1875, Nr. 5.
3) Vesque, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 189.
4) Unters. über d. Einfluss d. Lichtes u. d. strahlenden Wärme auf die Transpiration 1876, p. 21. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 74, Abth. I.
5) Näheres G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Botanik 1869—70, Bd. 7, p. 232.
6) Ueber d. Transpirationsgrösse d. forstl. Holzgewächse 1879, p. 21.

den können[1]). Dagegen lassen über eine solche Steigerung der Transpiration die von Daubeny[2]) und Miquel[3]) angestellten Experimente kaum einen Zweifel, und in jüngerer Zeit ist diese Thatsache namentlich von Baranetzky[4]) und Wiesner (l. c.) festgestellt worden. Aus diesen letzteren Experimenten geht hervor, dass auch dann im Lichte die Transpiration stärker ausfällt, wenn das in Luft hängende Thermometer keine Erhöhung der Temperatur anzeigt, oder gar, wie das Wiesner beobachtete, etwas tiefer als im Dunklen steht. Die von 100 qcm Fläche und pro Stunde abgegebene Wassermenge ist in folgender Tabelle nach Versuchen Wiesner's (l. c. p. 21) mitgetheilt.

	Im Finstern	Im diffusen Tageslicht	Im Sonnenlicht
Pflanze von Zea Mais (etiolirt)	106 mgr	112 mgr	290 mgr
» » » » (grün)	97 »	114 »	785 »
Blüthe von Spartium junceum	64 »	69 »	174 »
» » Malva arborea . .	23 »	28 »	70 »

In diesen Versuchen wurde die Maispflanze mit ihrer Wurzel, der Blüthenstand, resp. die Einzelblüthe mit dem abgeschnittenen Stengel in Wasser gestellt, welches zur Vermeidung von Verdunstung mit einer Oelschicht bedeckt war. Die Transpiration wurde aus dem Gewichtsverlust bestimmt, und um Fehler durch Erschütterungen zu vermeiden, verblieb das Gefäss während eines Versuches auf der Wage.

Im Näheren bemerkt noch Wiesner, dass die Transpiration allmählich auf einen constanten Werth herabging, wenn zuvor beleuchtete Pflanzen verdunkelt wurden, während bei Beleuchtung zuvor finster gehaltener Pflanzen die Wasserdampfabgabe zunächst auf einen höheren Werth stieg, um dann nach einiger Zeit auf eine constant bleibende Grösse zurückzugehen. Analoges wurde für alle oben genannten Objekte gefunden, und auch dann war das Ergebniss ein ähnliches, wenn statt vollkommener Verdunklung nur eine partielle Lichtentziehung in Anwendung kam. Nach Baranetzky wurden bei in kürzeren Intervallen wiederholtem Wechsel von Beleuchtung und Verdunklung die Transpirationsunterschiede immer geringer, und ausserdem fielen diese Unterschiede für ältere Blätter ansehnlicher aus, als für junge Blätter derselben Pflanze.

Welche Wirkungen des Lichtes speziell in den genannten Versuchen mitspielten, ist nicht zu sagen. Bei den oben mitgetheilten Experimenten mit Mais würde indess eine veränderte Weite der Spaltöffnungen nicht in Betracht kommen, da diese nach Wiesner an etiolirten und an grünen Pflanzen geschlossen waren. Dass die Umsetzung von Lichtstrahlen in Wärme bei der Steigerung der Transpiration im Lichte eine Rolle mitspielt, folgert Wiesner weiter aus seinen Versuchen im objektiven Spektrum und hinter farbigen Lösungen. In diesen Experimenten ergab sich im Allgemeinen eine stärkere Transpiration, wenn Strahlengruppen auf die Pflanze wirkten, welche in dieser geschwächt, resp. ausgelöscht wurden, als dann, wenn die auffallenden Strahlen nicht wesentlich in der Pflanze absorbirt wurden. Indem ich im Nähern auf das Original verweise, bemerke ich noch, dass Wiesner mit grünen Pflanzen (Mais, Taxuszweigen) operirte, und dass für solche, wie auch für farbige Blüthen, Comes[5]) zu gleichem Resultate kam. Die Experimente Daubeny's (l. c.), Dehérain's[6]) und Risler's[7]), nach welchen die stärkste Transpiration von den gelben Strahlen angeregt wird, sind nicht mit solcher Sorgfalt angestellt, dass ihnen grösseres Gewicht beigelegt werden müsste.

1) Die Literatur ist behandelt von A. Burgerstein, Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration 1876, p. 2. Separatabz. aus d. XII. Jahresb. d. Leopoldstädter Obergymnasium zu Wien.

2) Philosophic. Transact. 1836, I, p. 159.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér., Bd. 11, p. 43.

4) Bot. Ztg. 1872, p. 97.

5) Botan. Centralblatt 1880, p. 121.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 12, p. 23.

7) Archiv. d. scienc. physiqu. et naturell. de Génève 1871, N. F., Bd. 42, p. 244.

Erschütterungen. Von nicht unerheblichem Einfluss auf die Transpiration sind, nach Untersuchungen Baranetzky's [1]), Erschütterungen der Pflanze. Durch eine vorübergehende Erschütterung wird die Transpiration ansehnlich gesteigert, ist dann aber an der wieder der Ruhe überlassenen Pflanze in der folgenden Zeit geringer als vor der Erschütterung, um allmählich wieder auf die zuvorige Höhe zu steigen. Schon eine nur 1 Secunde dauernde Erschütterung brachte eine ansehnlich vermehrte Wasserausgabe hervor, wenn die Pflanze zuvor in Ruhe gelassen worden war, während sich ein nur geringer Gewichtsverlust der Pflanze ergab, wenn nach kurzer Pause von neuem erschüttert wurde, und bei öfterer Wiederholung dieser Operation wurde die Transpiration durch die weiter folgenden Erschütterungen wenig oder gar nicht gesteigert. Dabei war die Transpiration dauernd geringer, als an den in Ruhe gelassenen Pflanzen, wenn in etwa 1/4stündigen Intervallen immer wieder von neuem erschüttert wurde. Um einen merklichen Effekt zu erzielen, genügen nach Baranetzky schon sehr geringe Stösse, doch konnte Wiesner [2]) eine Vermehrung der Transpiration durch so geringe Erschütterungen, wie sie bei vorsichtigem Wiegen zu Stande kommen, nicht bemerken, als er mit jungen Maispflanzen und mit Zweigen von Taxus baccata operirte. — Nach diesen Erfahrungen zu urtheilen, wird unter den natürlichen Wachsthumsverhältnissen zwar der Gang, aber kaum die Ausgiebigkeit der Transpiration durch Erschütterungen wesentlich beeinflusst werden.

Obige Erfolge hängen offenbar mit den Zustandsänderungen zusammen, welche sich durch eine Erschlaffung krautiger Pflanzentheile kund geben, wenn diese einigemal kräftig hin- und hergeschüttelt werden, eine Erschlaffung, welche nach einiger Zeit an den in Ruhe gelassenen Pflanzen wieder ausgeglichen wird. Nach der Ansicht Baranetzky's dürfte die verminderte Transpiration bei dauernder Erschütterung erzielt werden, indem die Spaltöffnungen auf geringerer Oeffnungsweite verharren, während die durch eine einmalige Erschütterung plötzlich gesteigerte Abgabe von Wasserdampf eine Folge davon wäre, dass Intercellularräume stellenweise comprimirt und dampfgesättigte Luft ausgepresst wurde.

Als Beispiel sei hier ein Versuch Baranetzky's mitgetheilt, welcher mit einem in Wasser stehenden beblätterten Stengel von Inula helenium ausgeführt wurde.

Zeit der Beobachtung (Morgens)		Transpirationsmenge gr	Lufttemperatur °C.	Luftfeuchtigkeit %
7 U. 40 M. – 8 » 10 »	ruhig	0,50	22,1	76
8 » 10 » – 8 » 40 »	ruhig	0,52	22,2	76
8 » 40 » – 9 » 10 »	erschüttert	0,68	22,4	76
9 » 10 » – 9 » 40 »	ruhig	0,47	22,5	76
9 » 40 » – 10 » 10 »	ruhig	0,55	22,7	77
10 » 10 » – 10 » 40 »	ruhig	0,54	22,9	76
10 » 40 » – 11 » 10 »	erschüttert	0,59	23,1	76
11 » 10 » – 11 » 40 »	ruhig	0,45	23,3	75
11 » 40 » – 12 » 10 »	ruhig	0,52	23,4	76

1) Bot. Ztg. 1872, p. 89. 2) L. c. (1876) p. 10.

Einfluss von Salzlösungen. Die Transpiration hängt auch von der Qualität der Lösungen ab, aus welchen eine Pflanze ihr Wasser aufzunehmen hat, und begreiflicherweise werden je nach Umständen verschiedene Erfolge beobachtet. Während eine zu hohe Concentration einer Lösung in jedem Falle die Transpiration herabdrückt, weil durch dieselbe, so gut wie durch einen relativ wasserarmen Boden, die Wasserversorgung der Pflanze erschwert wird, bringen auch noch verdünnte Lösungen spezifische Wirkungen hervor, welche natürlich in gegebenen Fällen mit den von der Concentration abhängigen Effekten combinirt zur Geltung kommen. Wie Sachs[1] erkannte, rufen sehr verdünnte Säuren eine Verlangsamung, verdünnte Alkalien eine Beschleunigung der Transpiration hervor. Es wurde dieses dann durch ausgedehntere Untersuchungen von Burgerstein[2] bestätigt, welcher einerseits Weinsäure, Oxalsäure, Salpetersäure, Kohlensäure, anderseits Kali, Natron, Ammoniak verwandte und zwar in Lösungen, welche 0,15 bis 0,3 Procent je eines der genannten Körper enthielten, also theilweise wohl bei längerer Versuchsdauer der Pflanze schädlich werden mussten.

War in dem dargebotenen Wasser nur ein Salz gelöst, so fand Burgerstein bei sehr verdünnten Lösungen die Transpiration ansehnlicher, als bei Anwendung von reinem Wasser, während dieselbe verlangsamt wurde, wenn die Concentration 0,5 Proc. und mehr betrug. In Nährstofflösungen hingegen wurde immer eine Hemmung der Transpiration beobachtet, auch wenn die Lösung nur 0,05 Proc. feste Stoffe enthielt, und zwar war die Wasserverdampfung im Allgemeinen um so mehr vermindert, eine je höhere Concentration die Lösung besass. Bei Versuchen mit einem einzelnen Salze wurde der gleiche Erfolg sowohl dann erzielt, wenn die Lösung für die Ernährung der Pflanze nothwendige anorganische Körper erhielt (Kalinitrat, Magnesiasulfat u. a.), als auch dann, wenn Körper gelöst waren, welche die Pflanze nicht nothwendig bedarf (Chlornatrium, Chlorstrontium). Die unbefriedigenden Resultate mit Chlorlithium und Chlorbaryum (Burgerstein, l. c. II, p. 29) müssen offenbar der schädlichen Wirkung dieser Stoffe auf die Pflanze zugeschrieben werden. Es ist deshalb aber auch auf einige wenige Versuche Burgerstein's kein Gewicht zu legen, in welchen Gemische von Chlornatrium, Chlorlithium und Chlorstrontium benutzt wurden, und in denen thatsächlich weder derselbe Erfolg, wie durch ein einzelnes zur Ernährung nicht nöthiges Salz, noch wie durch eine Nährlösung erzielt wurde.

Nach diesen und anderen von Burgerstein gewonnenen Resultaten wirkt allerdings ein einzelnes Salz anders als eine Nährlösung auf die Transpiration, ohne dass sich eine bestimmte Erklärung dafür zur Zeit geben liesse. Da es sich um Effekte handelt, welche schon nach kurzer Zeit eintreten, so kann die Ursache der beobachteten Erfolge nicht in einer von Ernährungsbedingungen abhängigen Ausbildung gesucht werden, sondern es müssen spezifische Beeinflussungen in Pflanzentheilen zu Wege kommen, welche an Nährstoffen jeder Art

1) Versuchsstat. 1859, Bd. I, p. 203. — Die Begünstigung der Transpiration durch Säure gibt schon Senebier (Physiol. végét. Bd. IV, p. 77) an, der indess auch den Alkalien eine beschleunigende Wirkung zuschreibt.

2) Untersuchungen über die Beziehung der Nährstoffe zur Transpiration, I. Reihe, 1876. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 73, Abth. I. — Die II. Reihe ebenda 1878, Bd. 78, Abth. I.

keinen Mangel leiden. — In welchem Sinne die in einer fruchtbaren Erde gebotenen Lösungen vermöge ihrer Qualität die Transpiration der Pflanzen beeinflussen, ist noch nicht bekannt, wobei ich natürlich davon absehe, dass eine concentrirtere Lösung auch innerhalb des Bodens eine Verlangsamung der Wasserverdampfung erzielt[1].

Die Versuche von Burgerstein wurden, mit übrigens gleichem Resultate, an bewurzelten Pflanzen und an abgeschnittenen Zweigen angestellt. In beiden Fällen war durch eine Oelschicht oder durch einen Korkverschluss eine Verdampfung des in einem kleinen Glascylinder befindlichen Wassers vermieden, in welches die Wurzeln, resp. die Schnittflächen eintauchten. Der Transpirationsverlust wurde durch Wägung ermittelt. Aus den zahlreichen Versuchen theile ich hier nur die in einem vergleichenden Experimente mit 4 möglichst gleichartigen Maispflanzen erhaltenen Zahlen mit. Während die Temperatur der Luft zwischen 16,7° C. und 18° C. schwankte, betrugen die in 103 Stunden verdampften Wassermengen, ausgedrückt in Procenten des Frischgewichtes der Pflanzen, wie folgt:

Nährstofflösung	Destill. Wasser	Kalinitrat	Ammoniumnitrat.
247,4.	264,17.	283,2.	334,2.

Die Nährstofflösung war eine zu Wasserkulturen geeignete Losung, und von den Nährstoffen, wie von den genannten Salzen, befand sich je 0,1 Procent fester Korper in den Versuchsflüssigkeiten.

Die Transpiration unter normalen Vegetationsbedingungen.

§ 26. Unter den im natürlichen Entwicklungsgang gebotenen Verhältnissen unterliegt die Wasserverdampfung, so gut wie die influirenden äusseren Faktoren, stetigen Veränderungen, welche ausserdem auch durch die mit fortschreitender Entwicklung einer Pflanze vergrösserte Oberfläche und die veränderte Qualität der transpirirenden Organe herbeigeführt werden. Entsprechend unseren klimatischen Verhältnissen, macht sich in dem Gange der Transpiration eine jährliche Periode geltend, welche begreiflicherweise auch für die sich im Winter nicht entlaubenden Bäume besteht. Gänzlich erlischt freilich, aus früher angeführten Gründen, die Transpiration der mit oberirdischen Theilen perennirenden Pflanzen selbst in einem kalten Winter nicht, doch ist sie für immergrüne Pflanzen so gering, dass u. a. nach Versuchen Guettard's[2] eine Cypresse in 6 normalen Sommertagen weit mehr Wasser verdunstete, als in einem ganzen Wintermonat. — Im Laufe eines Tages spielt sich aus nahe liegenden Gründen die Transpiration gewöhnlich so ab, dass am Tage mehr Wasser als in der Nacht verdampft wird, und besonders bei hellem und warmem Wetter grosse Differenzen zwischen täglicher und nächtlicher Wasserverdampfung bestehen[3].

Eine von äusseren Verhältnissen unabhängige tägliche oder in kürzeren Intervallen sich abspielende Periodicität konnten Baranetzky[4], Barthélemy[5] und Eder[6] nicht bestimmt bemerken, doch lässt sich wohl erwarten, dass in

---

1) Einige bezügliche Beobachtungen bei Sachs, l. c., p. 266.

2) Histoire de l'Academie royale 1749, p. 291. Ueber Transpiration d. Nadelhölzer im Winter vgl. Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 20.

3) Belege hierfür schon bei Hales. Ferner u. a. bei Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 214; F. Haberlandt, Wissensch.-prakt. Unters. 1877, Bd. 2, p. 151; J. Boussingault, Agronom., Chim. agric. etc. 1878, Bd. 6, p. 299.

4) Bot. Ztg. 1872, p. 107. 5) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 1081.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1875, Bd. 72, Abth. I, p. 374.

freilich äusserst geringem Grade auch die Transpiration variirt, wenn aus inneren Ursachen sich in der Pflanze Zustandsänderungen vollziehen, welche, wie z. B. die autonomen Bewegungen mancher Pflanzenblätter, sich kaum ohne jede Spur einer Beeinflussung der Wasserverdampfung abspielen werden.

Unter günstigen Verhältnissen verdunsten Pflanzen sehr viel Wasser, wie aus den an verschiedenen Stellen mitgetheilten Zahlen zu ersehen ist. Ich erwähne hier u. a. noch, dass Hales (l. c. p. 2) den Wasserverlust einer Sonnenrose mit einer Blattfläche von 90 Quadratfuss während 12 Stunden eines trockenen Tages zu $1^7/_8$ Pfund bestimmte. Unter den krautigen Culturpflanzen transpirirt nach Haberlandt (l. c. p. 151) der Hanf ziemlich stark, da für 1 qdcm Oberfläche der Transpirationsverlust in 24 Stunden 9,3 gr betrug, während für gleiche Zeit und Fläche gleichzeitig Erbsen 2,51 gr, Hopfen 4,31 gr Wasser verdunsteten. Hierbei ist übrigens die gesammte Oberfläche der oberirdischen Pflanzentheile in Rechnung gezogen, und sind die Versuche unter natürlichen Verhältnissen angestellt worden. Unter Zugrundelegung der so experimentell an einzelnen Pflanzen bestimmten Werthe würde nach Haberlandt (l. c. p. 158) die ganze im Laufe einer Vegetationsperiode von einer Pflanze verdunstete Wassermenge betragen für Mais 14 kgr, für Hanf 27 kgr, für Sonnenblumen 66 kgr, wenn die Vegetationsdauer zu 173, 140, resp. 140 Tagen angenommen wird. Da diese Berechnung nur veranschaulichen soll, welche grosse Wassermengen eine Pflanze mit der Zeit verdunstet, so hat es keine Bedeutung, dass schon die Methode, nach welcher jene Zahlen gewonnen sind, sehr grosse Fehler zulässt. Das gilt auch für andere derartige Calculationen, von denen ich noch erwähne, dass nach Höhnel[1]) ein Hektar eines 115jährigen Buchenhochwaldes vom 1. Juni bis 1. December 2,4 bis 3,5 Millionen Kilo Wasserdampf abgeben würde.

Bei Ermittlung der von Höhnel angeführten Zahlen ist versucht, dem Umstand Rechnung zu tragen, dass für die einzelnen Theile einer Pflanze die äusseren Transpirationsbedingungen nicht gleich günstig sind, und insbesondere in geschlossenen Beständen die Transpiration wesentlich geringer, als für eine isolirt stehende Pflanze ausfallen muss. Der Vernachlässigung dieser Verhältnisse halber dürften die von Haberlandt (l. c. p. 147) angeführten Werthe zu hoch sein, nach welchen ein mit Hafer bepflanzter Hektar in einer Vegetationsperiode 2 277 760 kgr, ein Hektar Gerstenpflanzen 1 236 710 kgr Wasser transpiriren soll, Mengen, welche das Areal eines Hektares mit einer 227,8, resp. 123,7 mm hohen Wasserschicht bedecken würden[2]). Uebrigens kann man aus diesen Zahlen ersehen, dass die in unserem Klima auf eine Fläche fallenden Regenmengen weit ansehnlicher sind, als der Transpirationsverlust der auf bebautem Felde wachsenden Pflanzen. Auch sind die oben für Buchenwald angeführten Werthe kleiner als die Niederschlagsmenge, welche in den genannten Monaten in Deutschland gebildet zu werden pflegt, so dass mit Berücksichtigung des Winters durch die Transpiration weit weniger Wasser verbraucht, als durch Regen zugeführt wird.

---

1) Ueber die Transpirationsgrösse d. forstlichen Holzgewächse 1879, p. 42.

2) Anderweitige Literatur über dieses Thema ist u. a. in den Schriften Höhnel's und Haberlandt's angegeben.

Abschnitt III. **Ausscheidung von flüssigem Wasser.**

§ 27. Ausscheidung von flüssigem Wasser ist eine im Pflanzenreich nicht seltene Erscheinung, die entweder schon an intakten Pflanzentheilen oder erst durch Verletzungen zu Stande kommt. In letzterem Falle liegt das bekannte Phänomen des Blutens oder des Thränens vor, ohne Verletzung aber vermögen Nektarien, Wasserspalten an Blättern und anderen Pflanzengliedern, auch einzellige Pflanzen (Mucorineen) Wasser zu secerniren. Während bei der Ausscheidung aus Wasserspalten und beim Bluten das im Innern der Pflanzen in Intercellularen, in Gefässen u. s. w. unter Druck gesetzte Wasser an den Orten geringsten Widerstandes hervorgepresst wird, treibt keine vis a tergo das Wasser in die Nektarien. Vielmehr saugen die in diesen vorhandenen löslichen Stoffe Wasser aus dem angrenzenden Gewebe in analoger Weise, wie es eine Zuckerlösung thut, die auf die Oberfläche eines turgescenten und permeablen Gewebes gebracht wird (§ 10). Deshalb dauert auch die Secretion in Nektarien bei einem gewissen Wassermangel in der Pflanze fort, während Blutung und Ausscheidung aus Wasserspalten nur bei höchster Turgescenz zu Wege kommt.

Die Vorbedingung für Bluten und Austritt von Flüssigkeit aus Wasserspalten wird geschaffen, indem lebendige Zellen in Intercellularräume, in Gefässe, überhaupt in todte Elementarorgane Wasser einpressen. Dieses ist somit eine osmotische Leistung lebendiger Zellen, welche in spezifischen Eigenschaften begründet und, soweit sich beurtheilen lässt, von der Existenz osmotisch wirksamer Stoffe ausserhalb der activen Zellen unabhängig ist. Allerdings werden die in die Zellwand imbibirten und in der umspülenden Flüssigkeit gelösten Stoffe einen gewissen Einfluss auf das besagte Phänomen geltend machen, und in manchen Fällen ist es noch unentschieden, ob die Ursache eines beobachteten Wasseraustrittes eine osmotische Saugung oder eine aktive Pressung ist. Mit diesen Bezeichnungen können wir die Vorgänge bezeichnen, je nachdem die Zelle vermöge innerer Qualitäten Wasser einseitig hervortreibt oder ein solcher Austritt, wie in den Nektarien, durch ausserhalb der Zelle befindliche lösliche Stoffe vermittelt wird. Aus der einfachen Thatsache des Hervortretens von Wasser aus Spalten und Wunden lässt sich natürlich nicht entnehmen, auf welche Weise im Inneren der Pflanze der nothwendige Druckzustand in den bezüglichen Räumen zu Stande kommt. Ohne indess zunächst auf die Causalität dieser Spannung einzugehen, soll im Folgenden das von einer vis a tergo abhängige Hervortreiben von Wasser aus Wunden und natürlichen Ausführungsgängen behandelt werden.

Das Bluten aus verletzten Pflanzentheilen.

§ 28. Unter Bluten oder Thränen wird hier speziell das Hervorpressen von Wasser aus Wundstellen verstanden, mögen diese nun durch Abschneiden des Hauptstammes, der Aeste, der Blätter, der Wurzeltheile oder durch Anbringen eines Bohrloches hergestellt worden sein. Zu solchem Bluten sind zwar viele, jedoch keineswegs alle Phanerogamen befähigt, sofern in denselben eine genügende Sättigung mit Wasser erreicht ist. War diese nothwendige Vorbedingung

durch entsprechende Hemmung der Transpiration erfüllt, so kann sogleich mit der Verwundung Wasser ausfliessen, und dieserhalb thränt der Weinstock aus Wunden, welche im Frühjahr vor Entfaltung der Blätter angebracht wurden. Besteht dagegen, wie es in lebhaft transpirirenden Pflanzen allgemein zutrifft, ein gewisser Wassermangel in der Pflanze, so saugt ein Aststumpf, ein Bohrloch u. s. w. zunächst und öfters erhebliche Wassermengen ein, ehe das Bluten beginnt, welches natürlich nie zu Stande kommt, wenn die Transpiration zu lebhaft fortdauert.

Obiger Zusammenhang, somit auch die Fähigkeit, mit Hemmung der Transpiration im Sommer zu bluten, wurde von Hofmeister[1]) richtig erkannt. Dieser wies auch Blutung an verschiedenen krautigen Pflanzen nach, während Ray[2]), welcher das Phänomen zuerst beobachtete, und Hales[3]), der es im Näheren kennen lernte, mit Holzpflanzen operirte. Diese und andere Forscher verlegten die Ursache des Blutungsdruckes allein in die Wurzeln, in denen Blutung allerdings zu Stande kommt, wie die positiven Resultate mit Stammstümpfen und einzelnen Wurzeln lehren[4]). Indess besitzen gleiche Fähigkeit auch oberirdische Stengel und überhaupt andere Pflanzenglieder in ausgedehnter Weise, wie von Pitra[5]) nachgewiesen wurde. In der That muss ja innerhalb der Pflanze ein Blutungsdruck nothwendig auch dann ausgebildet werden, wenn sogar nur im Stengel Wasser in Gefässe, Intercellularräume u. s. w. getrieben wird[6]).

Thatsächlich fand Pitra ein Hervortreten von Wasser aus der Schnittfläche beblätterter Zweige, die in Wasser getaucht waren, während die Schnittfläche aus diesem hervorsah. Durch Ansetzen eines Steigrohres an letztere konnte sowohl die Ausflussmenge, als auch die Höhe bestimmt werden, bis zu welcher der Blutungsdruck Flüssigkeit zu treiben vermochte. In dieser Weise wurde ein positives Resultat mit den verschiedensten Pflanzen erhalten, u. a. mit beblätterten Zweigen von Pinus sylvestris, Quercus robur, Prunus cerasus u. a., ferner u. a. mit jungen Fruchtständen von Sorbus aucuparia und Rumex crispus. Nach letzterem Beispiel fehlt auch in krautigen Pflanzen solche Blutungsfähigkeit nicht.

Da die Flüssigkeit an den Orten geringsten Widerstandes hervorgetrieben wird, müssen, um das Phänomen beobachten zu können, diese aus dem Wasser hervorragen. Es ist deshalb leicht verständlich, warum eine Blutung sehr gewöhnlich nicht beobachtet wird, wenn eine andere Schnittfläche des Zweiges sich im Wasser befindet, denn nun vermag an dieser das in Gefässe und Intercellularräume eingepresste Wasser auszufliessen. Anderseits unterbleibt natürlich das Bluten, wenn nicht genügend Wasser in die Pflanze eintreten kann,

---

1) Flora 1858, p. 1. Ebenso in Bericht d. Sächs. Akad. zu Leipzig 1857, Bd. 9, p. 149.

2) Histor. plantar. 1686, Bd. 1, p. 8. 3) Statik 1748.

4) Derartige Versuche bei Dutrochet, Mémoires, Brüssel 1837, p. 201, u. bei Dassen, Froriep's neue Notizen 1846, N. F., Bd. 39, p. 133, ferner bei Hofmeister.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1877, Bd. 11, p. 437. — Vielleicht gehört dahin auch die Beobachtung von Sachs (Lehrb. IV. Aufl., p. 660), dass junge, mit einem Ende in feuchten Sand gesteckte Grashalme aus der anderen, in Luft ragenden Schnittfläche Wassertropfen ausschieden.

6) Von Brücke (Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 203 u. 206) wurde zuerst hierauf hingewiesen.

und dieserhalb kam jenes in Experimenten Pitra's nicht zu Wege, wenn die mit bekanntlich wenig permeabeln Korkschichten versehenen Zweige der oben genannten u. a. Holzpflanzen unbeblättert in Wasser eingetaucht wurden, nachdem die in diesem befindliche Schnittfläche verschlossen war. Die mangelhafte Wasserzufuhr wurde als Ursache des negativen Erfolges dadurch festgestellt, dass ein Bluten eintrat, wenn die untere Schnittfläche verschlossen blieb, durch Wegnahme eines Rindenringes aber Wasseraufnahme in den entblössten Holzkörper und in die Wundstelle der Rinde ermöglicht war. Bei Versuchen mit beblätterten Zweigen haben also die Blätter jedenfalls Wasser von Aussen aufzunehmen, doch mögen dieselben auch selbst Blutungsdruck in gegebenen Fällen erzeugen. Einige Experimente Pitra's mit Blättern von Sorbus aucuparia und Acacia leptophylla ergaben freilich nur sehr geringen Wasseraustritt aus der über Wasser hervorsehenden Schnittfläche des Blattstieles, während die beblätterten Zweige dieser Pflanzen ansehnlich bluteten. Hier muss also wesentlich in den Zweigen ein Blutungsdruck erzeugt worden sein, und dass auch der Holzkörper allein dieses vermag, folgt aus Versuchen Pitra's, in denen Blutung an blattlosen Zweigen, nach gänzlicher Entfernung der Rinde, wiederholt zu Stande kam.

Im Blutungsdruck sind die verschiedenen Glieder einer Pflanze und innerhalb dieser sicher wieder die einzelnen Zellen in spezifisch ungleichem Grade betheiligt. Während in manchen Pflanzen Wurzel und Stengel zusammenwirken, erzeugen in anderen nur die Wurzel oder nur der Stengel Blutungsdruck. Letzteres constatirte Pitra unter 23 untersuchten Species für 7 Arten (Taxus baccata, Picea alba, Pittosporum tenuifolia, Buxus sempervirens u. s. w.), nur in Pittosporum Tobira fand der genannte Forscher eine Pflanze, bei der allein die Wurzel, nicht aber der Stengel blutete. In 7 Pflanzenarten war der nach der Hubhöhe des Wassers im Steigrohr bemessene Blutungsdruck entweder im Stengel oder in der Wurzel ansehnlicher, 8 Species zeigten endlich weder im Stengel noch in der Wurzel Blutung. Auch Clark[1], sowie Horvath[2]) vermissten Blutung an verschiedenen decapitirten Pflanzen; Letzterer erhielt u. a. ein solches negatives Resultat mit Syringa vulgaris, Sambucus nigra, Hedera helix, Humulus lupulus.

Indess bringen offenbar individuelle oder mit Entwicklungsstadien zusammenhängende Verhältnisse es mit sich, dass dieselbe Pflanzenart das einemal blutend, das anderemal nicht blutend gefunden wird. Wenigstens ergab in Experimenten, welche Herr Wilson im Tübinger Institute ausführte, eine Topfpflanze von Ampelopsis quinquefolia, übereinstimmend mit Horvath's Angabe, keinen Blutungsdruck für das Wurzelsystem, während zu gleicher Zeit in einem anderen Exemplar der Blutungsdruck einer Quecksilbersäule von ungefähr 20 cm Höhe entsprach[3]). Individuelle Differenzen mögen wohl auch die Ursache sein, dass Dutrochet noch an kurz abgeschnittenen Wurzelspitzen des Weinstocks Blutung fand, während jene und auch junge Seitenwurzeln nach Hofmeister nicht bluten sollen.

---

1) Flora 1875, p. 508. 2) Beiträge zur Lehre üb. d. Wurzelkraft 1877, p. 57.

3) Die Angabe Hofmeister's (Flora 1862, p. 118), dass Coniferen überhaupt nicht bluten, entspricht anderen Erfahrungen nicht.

Zur Messung des Blutungsdruckes kann der in Fig. 22 dargestellte Apparat dienen. Dem Stengelstumpf *s* (oder der Schnittfläche eines beblätterten Stengels) ist mittelst Kautschuks, der gut mit Draht umwickelt werden muss, das Glasrohr *t* angepasst, in welches mittelst eines Kautschukkorkes das mit Quecksilber gefüllte Manometer *m* eingesetzt ist. Nachdem in das Rohr *t* Wasser gegossen ist, wird mittelst eines Kautschukkorkes das in eine Capillare ausgezogene Glasrohr *g* eingesetzt und die Capillarspitze so abgeschmolzen,

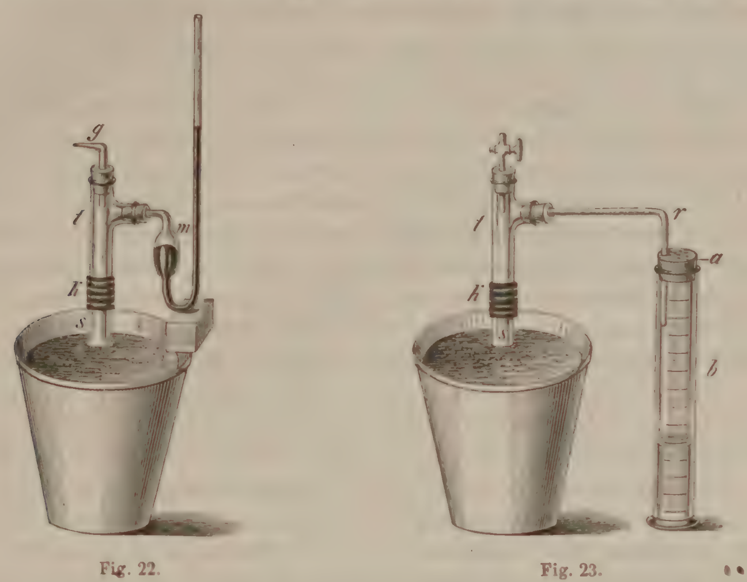


Fig. 22. Fig. 23.

dass keine Luft im Apparat bleibt. Durch Herunterschieben von *g* kann man eventuell das Quecksilber im Manometer steigen machen und so die Erreichung der endlichen Druckhöhe beschleunigen. Statt *g* kann man auch vortheilhaft einen Glashahn anwenden, wie es in Fig. 23 geschehen ist. In Fig. 23 ist, um die Ausflussmenge zu bestimmen, anstatt des Manometers das abwärts gebogene Rohr *r* eingefügt, welches die Blutungsflüssigkeit in den Messcylinder *b* führt, der durch den Kork *a* nicht luftdicht geschlossen ist. Zur Demonstration des Blutens aus Stammstümpfen geeignete Pflanzen sind u. a. Dahlia variabilis, Helianthus annuus und Vitis vinifera. Statt Topfpflanzen lassen sich vortheilhaft in Wasserkultur erzogene Pflanzen, z. B. von Zea Mais anwenden.

Ausflussmenge und Blutungsdruck.

§ 29. War eine Pflanze vollkommen mit Wasser gesättigt, so beginnt die Blutung nach dem Decapitiren sogleich mit voller Energie, andernfalls ist die Blutung zunächst geringer und erhebt sich erst allmählich auf das Maximum [1]). Schon nach 1 oder 2 Tagen pflegt die Wasserausscheidung aus Wurzelstümpfen abzunehmen, um endlich zu erlöschen. Bei manchen Pflanzen ist dieses schon nach 4—7 Tagen erreicht, andere bluten länger, und Th. Hartig [2]) sah die Wasserausscheidung aus decapitirten Holzpflanzen sogar einen Monat lang fortdauern. Die Abnahme des Ausflusses wird, abgesehen davon, dass das isolirte Wurzel-

1) Baranetzky, Unters. üb. d. Periodicität d. Blutens. Abhandlg. d. naturf. Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 30. Brosig, Die Lehre v. d. Wurzelkraft 1876, p. 24.
2) Bot. Ztg. 1862, p. 89.

system endlich in einen krankhaften Zustand geräth, durch die nachlassende Filtrationsfähigkeit an der Schnittfläche verursacht (§ 21). Demgemäss ist auch schon von Duhamel[1]) durch Wegnahme des unwegsam gewordenen Endstückes am Stammstumpfe eine erneute Zunahme des Blutens erzielt worden.

In den Experimenten Pitra's mit abgeschnittenen und in Wasser gestellten Zweigen wurde der Beginn des Blutens im günstigsten Falle nach 22 Stunden, häufig sogar erst nach einigen Tagen beobachtet. Die Gründe dieser Verzögerung sind noch nicht näher ermittelt, vermuthlich wird die zunächst mangelhafte und erst mit völligem Benetzen u. s. w. ansehnlichere Durchlässigkeit der Blätter und Zweige für Wasser eine Rolle mitgespielt haben. Vielleicht kommen aber auch erst mit der Zeit die Bedingungen für Blutungsdruck in den Zweigen zu Stande und bei längerer Dauer des Versuches mögen Zersetzungen im Innern der Pflanze eintreten. Böhm[2]) möchte überhaupt die Ursache dieses Blutens auf die durch Gährungsphänomene in den Pflanzentheilen erzielten Gasentwicklungen und die hierdurch hervorgerufenen Spannungen schieben. Mag solches gelegentlich auch zutreffen, so ist diese Ursache doch gewiss nicht in den schon nach kürzerer Zeit blutenden Pflanzen wirksam. Mit dem Blutungssaft dieser pflegen, wie ich u. a. an Taxus baccata beobachtete, keine Luftblasen zu erscheinen, die an Stammstümpfen nach Beobachtungen verschiedener Forscher[3]) mit begonnener Zersetzung immer zu Tage treten, zuvor aber der Regel nach fehlen oder ganz vereinzelt erscheinen. Uebrigens mögen zuweilen Luftblasen wohl reichlicher im Blutungssafte sich einfinden, da Unger[4]) dieselben für den aus einem Bohrloch einer Birke ausfliessenden Blutungssaft besonders erwähnt.

Trotz des Mangels ausgedehnter vergleichender Untersuchungen scheinen doch die Blutungsmengen aus abgeschnittenen, oberirdischen Pflanzentheilen durchgehends geringer, als aus dem blutenden Stammstumpfe auszufallen, welcher allein in folgenden Angaben berücksichtigt ist. Unger (l. c. p. 442) sammelte u. a. aus einem Bohrloche von 2 Linien Durchmesser, welches 2 Zoll tief in den Stamm einer Birke getrieben war, in 10 Stunden 1 Liter Saft, und Betula papyracea soll nach Clark[5]) im Laufe eines Tages aus einem Bohrloch sogar 63 Pfund 4 Unzen Saft geliefert haben. Nach Canstein[6]) gab ein Rebzweig in 24 Stunden 10—950 ccm Flüssigkeit, und sehr reichlich fliesst nach A. v. Humboldt[7]) der Saft aus Agaven, deren Blüthenschaft mit beginnender Entwicklung herausgeschnitten wird. Es sollen dann in 24 Stunden 200 und selbst bis zu 375 Cubikzoll ausfliessen, und während der 4—5 Monate anhaltenden Blutungszeit kann die gesammte Ausflussmenge bis 50 000 Cubikzoll betragen. Diese Flüssigkeitsmengen sind offenbar ansehnlicher als das Volumen der ganzen Pflanze, das auch schon durch die in kurzer Zeit austretenden Blutungsmengen übertroffen werden kann. Das gesammte Wurzelsystem einer Urtica urens nahm u. a. nach Hofmeister (l. c. p. III, Tabellen) 1450 cmm ein, während die Pflanze in $2^1/_2$ Tagen 11 260 cmm Flüssigkeit ausschied, welche also offenbar allmählich dem Boden entnommen

1) Naturgesch. d. Bäume 1764, Bd. 1, p. 89. 2) Bot. Ztg. 1880, p. 34.
3) Z. B. beobachtet von Hofmeister, Flora 1862, p. 102 u. 113, u. Baranetzky, l. c. p. 29.
4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 442. 5) Flora 1875, p. 509.
6) Botan. Jahresb. 1874, p. 157.
7) Cit. nach Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 85.

sein musste. Dasselbe gilt für Solanum nigrum, dessen Wurzelvolumen zu 1900 cmm, die in 3 Tagen ausgeflossene Wassermasse aber zu 4275 cmm bestimmt wurde.

Da die Blutungsflüssigkeit durch Druck fortbewegt und hervorgepresst wird, so tritt dieselbe, ganz analog wie bei Filtration unter Druck, wesentlich aus dem Holzkörper hervor, was auch schon Hales und Duhamel beobachteten. Wie bei künstlichem Einpressen füllen sich auch durch Blutungsdruck sonst luftführende Holzzellen und Gefässe ganz oder theilweise mit Flüssigkeit, die am Querschnitt besonders aus Gefässöffnungen, doch auch aus imbibirten Wandungen hervorgetrieben wird. Mit Beginn des Blutens sollen am Weinstock nach Brücke[1]) zunächst die Holzzellen, dann die Gefässe Wasser aufnehmen. Eine gänzliche Verdrängung der Luft durch Wasser wird indess in Zellen und Gefässen bei selbst ansehnlichem Blutungsdruck im Allgemeinen nicht erreicht (§ 18). Aus welchen Räumen das Wasser stammt, welches aus abgeschnittenen und beiderseitig von einer Schnittfläche begrenzten Stammstücken von Cissus hydrophora[2]) und Vitis indica[3]) reichlich ausfliessen soll, ist noch nicht bestimmt.

Unvollkommen scheint im Allgemeinen das Intercellularsystem injicirt zu werden, und ein Hervortreiben von Wasser aus den normal Luft führenden Spaltöffnungen durch den Blutungsdruck ist nicht zu meiner Kenntniss gelangt. Uebrigens werden in den injicirten Intercellularen Luftblasen und Wassertröpfchen miteinander abwechseln, und ein solches System vermag erheblichen Druckkräften Widerstand zu leisten, wie Montgolfier und später Jamin[4]) fanden, als sie derartige Systeme in Glascapillaren herstellten. Dass eine selbst ziemlich weitgehende Injektion des Intercellularsystems ohne Nachtheil für die Pflanze reparirt werden kann, lehren Experimente Moll's[5]), in denen die Injektion von Blättern u. s. w. durch künstliche Mittel erzielt wurde.

Der durch Manometer angezeigte Blutungsdruck erreicht wohl kaum jemals 2 Atmosphären, ist aber meist weit geringer und vermag oft nur eine Wassersäule von $^1/_2$ m zu heben. Demgemäss ist der Blutungsdruck an sich unzureichend, um Wasser bis in den Gipfel von Bäumen zu treiben.

Dass trotz eines hohen Blutungsdruckes (abgesehen davon, dass Wasserspalten u. s. w. Ausführungsgänge bilden) gewöhnlich kein Wasser hervorgepresst wird, erklärt sich wohl aus dem verhältnissmässig hohen Filtrationswiderstand der Korkschichten, der Cuticula und überhaupt der peripherischen Umkleidung oberirdischer Pflanzentheile. Früher als durch diese wird sicher durch die permeableren Wurzeln Wasser nach Aussen gepresst. Solches dürfte in der That vorkommen, da ja nicht alle Wurzeltheile mit gleicher Kraft Wasser nach Innen befördern, und so mag gelegentlich auch eine Wassercirculation von einer Seitenwurzel nach einer anderen hin gerichtet sein, indem hier die Wasserausgabe durch Filtration, dort die Wasseraufnahme durch Imbibition und osmotische Wirkung relativ überwiegt. Eine solche Wassercirculation soll nach

1) Annal. d. Phys. u Chem. 1844, Bd. 63, p. 181.
2) Gaudichaud, Annal. d. scienc. naturell. 1836, II sér., Bd. 6, p. 138.
3) Poiteau, ebenda, 1837, II sér., Bd. 7, p. 233.
4) Compt. rend. 1860, Bd. 50, p. 172.
5) Unters. üb. Tropfenausscheidung u. Injektion 1880, p. 78. Separatabz. a. Verslag. en Mededeeling d. Koninkligke Akad. Amsterdam.

Unger[1]) auch bei einigen submersen Pflanzen (Potamogeton crispus und Ranunculus fluitans) in der Art thätig sein, dass Wasser aus Stengeln und Blatttheilen ausgepresst wird. Mit der Existenz einer solchen Circulation, die übrigens noch durch kritische Untersuchungen festzustellen sein wird, würde auch in submersen Pflanzen eine dauernde Ursache für einen Wasserwechsel gegeben sein.

Unger experimentirte mit den beiden genannten Pflanzen, indem diese so in zwei nebeneinanderstehende, wassererfullte Gefässe gelegt wurden, dass sich der bewurzelte Theil in dem einen Gefässe befand und der verbindende Stengeltheil, welcher uber den Rand der Gefässe zu liegen kam, durch Umhullung mit einem Glasrohr gegen Verdunstung geschutzt war. Während nach Unger eine Ueberfuhrung von Wasser an der Oberfläche dieses Verbindungsstückes nicht stattfand, nahm in dem die wurzelfreien Partien enthaltenden Gefässe das Volumen zu, und zwar ansehnlicher bei Ranunculus, als bei Potamogeton.

Der Blutungsdruck ist zwar in einem Stamme im Allgemeinen um so niederer, je ferner vom Boden das messende Manometer angesetzt ist; doch nimmt der Druck durchaus nicht proportional der Höhe ab. Dieses geht schon aus Versuchen Hales'[2]) hervor und wurde durch Brücke[3]) u. A. bestätigt. Es ist dieses auch verständlich, wenn man beachtet, dass in Wurzel- und Stengeltheilen Wasser in die Gefässe u. s. w. gepresst wird, dass ferner die Ausgleichung der Druckunterschiede in der Pflanze Zeit erfordert, und eine Druckvertheilung wie in einem wassererfüllten Glasrohr deshalb nicht erreicht werden muss. Somit kann es nicht auffallen, dass das Wegschneiden eines tiefer gelegenen Astes einer Rebe das höher angesetzte Manometer nur langsam und relativ wenig sinken machte, und dass ferner das Aufrichten und Niederlegen eines Rebstockes den Stand eines angesetzten Manometers nicht entfernt so schwanken machte, wie es bei Erhebung eines mit Wasser gefüllten Rohres hätte zutreffen müssen[4]). Unter Umständen bringt allerdings eine angebrachte Verwundung eine erhebliche Senkung an Manometern hervor, wie es z. B. Horvath beobachtete, als er eine 2 mm dicke Wurzel von Helianthus annuus durchschnitt.

Die Ausflussmenge ist ausser von der treibenden Kraft, von dem Widerstand in der Bewegungsbahn der Flüssigkeit abhängig. Als Funktion von zwei Variablen muss demgemäss dem höheren Blutungsdruck keineswegs immer die grössere Ausflussmenge entsprechen. Ohnehin bezeichnet ja der Blutungsdruck einen endlichen Gleichgewichtszustand, welcher bis zu einem gewissen Grade nicht von der Schnelligkeit allein abhängig ist, mit der Wasser in die Pflanze getrieben wird. Uebrigens nimmt die Ausgiebigkeit dieses Eintriebes mit dem Blutungsdruck ab, und demgemäss steigt, wie seit Hales bekannt ist, ein Manometer um so langsamer, je höher die pressende Quecksilbersäule gehoben wird. Nothwendig muss deshalb die Ausflussmenge abnehmen, wenn auf der blutenden Schnittfläche ein Druck lastet[5]). Zu einem derartigen Versuche kann man den Apparat Fig. 22 benutzen, indem der offene Schenkel des Manometers in gewünschter Höhe umgebogen und das ausfliessende Quecksilber aufgefangen

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 44, p. 367.
1) Statik 1748, p. 67.
2) Annal. d. Phys. u. Chem. 1844, Bd. 63, p. 195. Hofmeister, Flora 1858, p. 3 u. 1862, p. 117. Horvath, l. c. p. 44. N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1877, Bd. 1, p. 47 u. 269.
4) Nach Beobachtungen Hofmeister's, l. c. 1862, p. 117.
5) So fand es auch Sachs, Lehrb. 1874, IV. Aufl., p. 658.

wird. Wählt man das Quecksilbergefäss des Manometers genügend gross, so ändert sich der Druck nur sehr allmählich mit dem Ausfluss. Dass letzterer mit Verminderung des äusseren Luftdruckes steigt, hat Detmer[1] nachgewiesen.

Da auch Stengeltheile Blutungsdruck erzeugen, kann man nicht von vornherein sagen, ob und in welchem Sinne die Blutungsmenge variiren muss, wenn beim Decapitiren kürzere oder längere Stammstücke stehen bleiben. In derartigen vergleichenden Experimenten mit Ricinus fand Detmer[2] keine Differenz der Ausflussmenge, während diese in Versuchen Baranetzky's[3] reichlicher für das längere Stammstück bei Ricinus und Helianthus annuus ausfielen.

Auf Beobachtungen[4] über die ungleiche Menge von Blutungssaft, welche aus den in verschiedener Höhe in Baumstämme eingesetzten Manometern ausfloss, kann nicht eingegangen werden, da nicht zu ersehen ist, in wie weit das Resultat durch Blutungsdruck, Qualität des Bohrloches, Eingreifen der Transpiration u. s. w. beeinflusst wurde. Es sei auch eben nur erwähnt, dass nach mehrfachen Beobachtungen im Frühjahr das Bluten aufwärts fortrückt, also ein tief am Stamme gelegenes Bohrloch früher als ein höher gelegenes Saft liefert[5]. Mit beginnender stärkerer Transpiration erlischt dann das Bluten gewöhnlich zuerst in den oberen Bohrlöchern.

Als höchster Blutungsdruck wurde von Hales[6] am Weinstock 38 Zoll (107 cm) Quecksilber beobachtet. Höhere Werthe sind nur bei Clark[7] angegeben, auf welche übrigens wohl nicht viel Gewicht gelegt werden darf. Hiernach soll der Blutungsdruck bei Betula lenta gleich einer Wassersäule von 85 Fuss (englisch?), bei Kürbis gleich 48,5 Fuss gefunden sein. Als Beispiele erwähne ich hier noch folgende, von Hofmeister[8] gemessene Blutungsdruckkräfte. Ausgedrückt durch die gehobene Quecksilbersäule ergab Morus alba 1,2 cm; Atriplex hortensis 6,5 cm; Papaver somniferum 21,2 cm; Digitalis media 46,1 cm Blutungsdruck. Anderweitige Angaben sind in den citirten Arbeiten von Hofmeister, Dassen, Hartig, Horvath, Pitra u. A. zu finden. —

Der Blutungsdruck abgeschnittener und in Wasser gestellter Zweige kann, wie mitgetheilt ist, nach den Erfahrungen Pitra's hoher oder geringer, als fur die mit dem Wurzelsystem verbundenen Stammstümpfe ausfallen. Als hochste Druckkräfte wurden von Pitra an abgeschnittenen beblätterten Zweigen beobachtet: Prunus cerasus 11,6 cm; Pinus sylvestris 11,4 cm; Betula 7,5 cm Quecksilberdruck. Bei Pitra sind auch vergleichende Versuche über den Blutungsdruck des Wurzelsystems und der oberirdischen Theile desselben Individuums mitgetheilt.

Qualität des Blutungssaftes. Die Blutungssäfte sind niemals ganz reines Wasser, enthalten aber gewöhnlich nur geringe Quantitäten von Stoffen gelöst. Unter diesen sind die meisten der als Aschenbestandtheile in der Pflanze vorkommenden Körper, ferner Ammoniak und Salpetersäure gefunden; von organischen Stoffen kommen lösliche Kohlehydrate, Säuren, Eiweissstoffe, Amide u. a. vor. Concentration, sowie auch Zusammensetzung, sind übrigens nach Entwicklungsstadium, Dauer der Blutung, Beschaffenheit der Nährlösung, resp. des Bodens, Situation eines Bohrloches und anderen Umständen Schwankungen unter-

1) Schenk u. Lürssen, Mittheilg. a. d. Gesammtgebiet d. Botanik 1874, p. 439 u. 453.

2) Beitrag z. Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 28.

3) Abhandlg. d. naturf. Ges. z. Halle 1873, Bd. 13, p. 52.

4) Vgl. z. B. Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 447.

5) Derartige Beobachtungen z. B. bei Knight (Treviranus, Beitr. z. Pflanzenphysiol. 1811, p. 257); Brücke (l. c. p. 83); Schröder (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 120); Horvath (Beiträge u. s. w. 1877, p. 55).

6) Statik 1748, p. 67. — Neubauer (Annal. d. Oenologie, Bd. 4, p. 505) beobachtete 112 cm.

7) Flora 1875, p. 511. 8) Flora 1858, p. 8.

worfen, welche sich nach dem derzeit vorliegenden Material nicht unter einheitliche Gesichtspunkte bringen lassen.

Eine geringe Concentration besitzt der Blutungssaft der Sonnenrose, in welchem Ulbricht[1], in den an 5 Pflanzen vorgenommenen Untersuchungen, 0,081 bis 0,303 Proc. festen Rückstand fand, welcher zum guten Theil aus feuerbeständigen Stoffen bestand. Ebenso lieferten Tabak und Kartoffel sehr verdünnte Blutungssäfte. Gehaltreicher ist der Blutungssaft von Acer platanoides, welcher nach Schröder[2] 1,15 bis 3,44 Proc. Rohzucker und ausserdem 0,1 Proc. Aschenbestandtheile enthält, und so im günstigen Falle fast den Zuckergehalt von Acer saccharinum erreicht, der nach Clark[3] 3,57 Proc. beträgt. Der Birkensaft ist nach Schröder zwar stoffärmer als der Saft des Ahorns, jedoch weit substanzreicher als der Blutungssaft der Sonnenrose. Aus den Untersuchungen Schröder's, in welchen die Zusammensetzung des aus verschieden hoch gelegenen Bohrlöchern gewonnenen Blutungssaftes verglichen und die mit der Zeit veränderliche Zusammensetzung verfolgt wurde, ergibt sich, dass bei Ahorn wie bei Birke der aus demselben Bohrloch gewonnene Saft nach Beginn der Blutungszeit im Frühjahr zunächst zuckerreicher, weiterhin wieder substanzärmer wird. Bei der Birke war aber derjenige Blutungssaft am reichsten an Zucker und an Aschenbestandtheilen, welcher einem dicht über der Erde gelegenen Bohrloch des Stammes entnommen wurde, während umgekehrt beim Ahorn der aus einem höher am Stamm angebrachten Bohrloch ausfliessende Blutungssaft am stoffreichsten sich erwies. Derartige spezifische Differenzen zeigen auch Beobachtungen von Knight[4], Biot[5] und Unger[6], wenn das ermittelte spezifische Gewicht des Blutungssaftes als Maass für dessen Concentration genommen wurde.

Bei fortdauerndem energischen Bluten sinkt nach Beobachtungen Ulbricht's der Stoffgehalt des Blutungssaftes, welcher u. a. bei Sonnenrose am ersten Tage 0,303 Proc., am 6. Tage 0,081 Proc. Trockensubstanz enthielt. Es wird das wohl eine Folge davon sein, dass die Stoffwechselprodukte im Blutungssaft abnehmen, weil solche nicht in genügendem Maasse aus lebendigen Zellen ausgegeben werden. Aus dieser Beobachtung geht auch hervor, dass der Blutungssaft, wenigstens nicht der bei andauerndem Bluten hervortretende, die Zusammensetzung der die Zellwandungen in der Pflanze normalerweise imbibirenden Flüssigkeit nicht anzeigt. — Angaben über Blutungssäfte sind u. a. noch zu finden bei Peckolt (Jahresb. d. Chemie 1862, p. 89); Beyer (Jahresb. d. Agrikulturchemie 1867, p. 109); Neubauer (Jahresb. d. Botanik 1874, p. 854).

Abhängigkeit des Blutens von äusseren Einflüssen.

§ 30. Es ist schon mitgetheilt, dass durch eine gesteigerte Transpiration der Blutungsdruck herabgedrückt und bei genügender Wasserverdampfung aufgehoben wird. Ebenso ist es selbstverständlich, dass Trockenheit des Bodens Blutungsmenge und Blutungsdruck vermindert[7], und solches auch erreicht wird, wenn die Wurzeln von einer osmotisch wirkenden und somit die Wasseraufnahme beschränkenden Lösung umspült werden. Indem man in Wassercultur erzogene Pflanzen verwendet, kann man leicht nachweisen, dass mit Zuführung einer concentrirteren Lösung Druck und Ausflussmenge sehr bald abnehmen, auch wird ein gleicher Erfolg erzielt, wenn, wie das Brosig that (l. c. p. 26), die Erde, in welcher eine Pflanze wurzelt, mit einer genügenden Menge

---

1) Versuchsstat. 1865, Bd. 6, p. 468, u. 1866, Bd. 7, p. 185.
2) Ebenda 1871, Bd. 14, p. 118. 3) Flora 1875, p. 509.
4) Treviranus, Beiträge zur Pflanzenphysiol. 1811, p. 162.
5) Compt. rend. 1841, Bd. 12, p. 357.
6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 445.
7) Versuche dieser Art bei Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Detmer, Beiträge 1877, p. 34; Baranetzky l. c. p. 31; Brosig l. c. p. 25.

einer Lösung von Magnesiasulfat oder einem andern Salze begossen wird. Nach dem Auswaschen des Bodens kehrte in dem Versuche Brosig's die Blutung in der früheren Stärke zurück. Uebrigens setzen wir hier, wie in allem Folgenden, voraus, dass äussere Einwirkungen keinen Erfolg durch Modifikation der Transpiration zu erzielen vermochten.

Welchen Einfluss die Temperatur auf Blutungsmenge und Blutungsdruck hat, ist zwar noch nicht genügend untersucht, doch lässt sich aus dem bis dahin Bekannten entnehmen, dass, wie bei vielen anderen von Wärmezuständen abhängigen Funktionen, auch hinsichtlich der Blutung ein Minimum, Optimum und Maximum der Temperatur zu unterscheiden ist. Schon Ray[1] erwähnt, dass Acer Pseudoplatanus in niederer Wintertemperatur kein Bluten zeige, während solches mit höherer Temperatur eintrete. Ferner fand Hofmeister[2] bei der Rebe für Ausfluss und Druck nur geringe Werthe, wenn die Temperatur auf 5,7° R. herabgegangen war, während nach diesem Forscher die Blutung nur kleine Differenzen zeigen soll, wenn Temperaturen über 12° R. verglichen werden. Nach Detmer[3] würde für Begonia incarnata und Cucurbita Melopepo die grösste Blutungsmenge bei 25—27° C. geliefert werden, und bei Achyranthes Verschaffeltii scheint nach den wenig entscheidenden Versuchen Brosig's[4] das Optimum unter 30° C. zu liegen. Nach Detmer soll weiter die Blutung bei Begonia schon mit 31—32° C., bei Cucurbita mit 43° C. erlöschen, doch sind diese Versuche nicht als entscheidend anzusehen, da die Blutung in niederer Temperatur nicht wiederkehrte.

Obiges gilt für den Vergleich constant gehaltener Temperaturgrade, nicht für den Akt der Temperaturschwankung, welcher natürlich, so gut wie bei Wasseraufnahme, schon durch die Ausdehnung, resp. Zusammenziehung von Gasen wirksam ist. Wie im § 23 mitgetheilt ist, werden beim Erwärmen nicht unerhebliche Wassermengen aus wasserreichen Pflanzentheilen hervorgetrieben, resp. eingesogen, und bei stärkeren Temperaturschwankungen kann dadurch Ausfluss und Druck nicht nur vermindert, sondern vorübergehend sogar negativ gemacht werden, wie Th. Hartig[5] solches an Bäumen im Freien beobachtete, als durch ein Hagelwetter eine plötzliche starke Abkühlung hervorgerufen wurde. Uebrigens haben solche Temperaturschwankungen nur vorübergehende Erfolge, und es ist überflüssig, näher darzulegen, dass durch dieselben das auch bei constanter Temperatur fortdauernde Bluten nicht erzeugt werden kann, wie das irrigerweise Sarrabat[6] und Matteucci[7] annehmen. Ebenso wird mit dem täglich sich wiederholenden Wechsel der Gewebespannung, vermöge der damit zusammenhängenden, allerdings nicht ansehnlichen Ausdehnung und Zusammenziehung der Pflanzentheile der Saftausfluss eine gewisse Verlangsamung, resp. Steigerung erfahren, doch ist Hofmeister[8] in einem entschiedenen Irrthum, wenn er das Bluten als einen durch die Gewebespannung erzeugten Vorgang anspricht.

Nach der täglichen Periodicität des Blutens zu schliessen, welche als ein endlicher Erfolg des mit dem Tageswechsel dauernd wiederholten Beleuchtungs-

1) Historia plantarum 1693, Bd. I, p. 9. 2) Flora 1858, p. 6.
3) Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 34. 4) L. c. p. 27.
5) Bot. Ztg. 1863, p. 280. — Vgl. auch Hofmeister, Flora 1862, p. 140.
6) Citirt nach Dutrochet, Mémoires 1837, p. 199.
7) Vgl. Hofmeister, Flora 1862, p. 101. 8) L. c. p. 171.

wechsels anzusprechen ist, dürfte Beleuchtung auf eine Beschleunigung, Verdunkelung auf eine Verlangsamung des Saftausflusses hinarbeiten. Doch ist die Wirkung, welche ein einmaliger Beleuchtungswechsel erzielt, eine jedenfalls nur geringe. — Auf einige Versuche, nach welchen Licht Ausfluss und Druckhöhe zu verringern scheint, will Pitra[1] selbst keinen Werth legen.

Periodicität des Blutens.

§ 31. Die Periodicität im Gange des Pflanzenlebens und die klimatischen Verhältnisse bringen es mit sich, dass auch der Blutungsdruck eine Jahresperiode aufzuweisen hat, und ebenso machen sich tägliche Schwankungen bemerklich, deren Abängigkeit von äusseren Umständen dann am entschiedensten hervortritt, wenn der Blutungsdruck einen positiven Werth hat. Ausser diesen von äusseren Verhältnissen unmittelbar abhängigen und mit diesen steigenden und fallenden Variationen gibt es aber auch eine tägliche und eine jährliche Periodicität des Blutens, welche wenigstens nicht so direkt durch äussere Eingriffe bestimmt wird. Aus diesen von der Pflanze angestrebten Eigenschaften und den Erfolgen, welche äussere Agentien erzielen, setzt sich der Gang des Blutens zusammen, dessen Verlauf indess unter den in der Natur gegebenen Bedingungen in ganz hervorragender Weise durch die äusseren Einwirkungen bestimmt wird, deren Effekt durch die im vorigen Paragraphen gemachten Mittheilungen gekennzeichnet wurde.

Der Mangel eines positiven Blutungsdruckes im Sommer fällt auf die von äusseren Faktoren abhängige Transpiration, und dieserhalb leuchtet auch ein, warum mit fortschreitender Knospenentfaltung die täglichen Schwankungen immer ansehnlicher werden, welche ein an den Ast einer nicht decapitirten Pflanze angesetztes Manometer anzeigt[2]. Uebrigens kann es nicht Aufgabe sein, diese und andere Schwankungen auszumalen, welche sich als Resultante der durch äussere Agentien erzielten Wirkungen ergeben und ebenso wie diese veränderlich sind. Dagegen bedarf die von äusseren Einflüssen unmittelbar nicht abhängige Periodicität eine besondere Besprechung.

Die Blutungsfähigkeit wird sicherlich nicht zu allen Zeiten die gleiche sein, da die mit den Entwicklungsphasen sich ändernden Eigenschaften der Pflanzen gewiss auch auf den Vorgang des Blutens Einflüsse geltend machen. Indess fehlen noch exakte Beobachtungen in dieser Richtung, und die von Hofmeister[3] am Weinstock angestellten Versuche können durchaus nicht als entscheidend angesehen werden. Nach diesen würde die Ausflussmenge vom Frühjahr gegen den Herbst hin abnehmen und ferner die Druckhöhe bis in den Sommer ziemlich unverändert sich erhalten, um im August und September stark zurückzugehen. Wie sich die Sache im Winter verhält, und ob vielleicht manche Pflanzen

---

1) L. c. p. 498.

2) Vgl. u. a. Hales, Statik 1748, p. 68, 73 u. a.; Brücke, Annal. d. Physik u. Chemie 1844, Bd. 63, p. 193; Hofmeister, Flora 1858, p. 6; Hartig, Bot. Ztg. 1861, p. 17. — Die Abnahme der Manometerschwankungen, welche Brucke bei Fortdauer der Versuche am Weinstock fand, fallen wesentlich auf die verminderte Filtrationsfahigkeit des Holzes und die dadurch erschwerte Ausgleichung der Druckdifferenzen.

3) Flora 1858, p. 5.

in dieser oder einer andern Zeit blutungsunfähig sind, ist noch nicht genügend ermittelt. Denn die schon von Ray am Ahorn, von anderen Forschern auch an anderen Pflanzen beobachtete Blutungsfähigkeit im Winter schliesst nicht aus, dass bestimmte Pflanzen ein abweichendes Verhalten zeigen. Jedenfalls scheint das energische Bluten im Frühjahr, sowie das zu dieser Zeit energische Austreiben der Pflanzen, nicht allein durch die erhöhte Temperatur, sondern auch durch eine veränderte Reaktionsfähigkeit der Pflanze bedingt zu sein.

Zwar nicht bei allen, jedoch bei sehr vielen blutenden Pflanzen macht sich unter constanten Bedingungen im Ausfluss eine tägliche Periodicität bemerklich, welche zuerst von Hofmeister [1]) erkannt, von Baranetzky [2]) näher erforscht wurde. Nach den Untersuchungen des letztgenannten Forschers findet der ausgiebigste Saftausfluss aus decapitirten Stengelstümpfen am Tage statt, doch liegt das Maximum ziemlich different, da es für verschiedene Pflanzen zwischen 8 Uhr Morgens und 6 Uhr Nachmittags gefunden wurde. So ergab sich für Ricinus insignis das Maximum zwischen 8—10 Uhr Vormittags, für Helianthus annuus zwischen 12—2 Uhr und für Helianthus tuberosus zwischen 4—6 Uhr Nachmittags. Das Minimum des Ausflusses trat gewöhnlich nach annähernd 12 Stunden, jedoch in manchen Fällen erheblich früher oder später ein. Nach dem ersten oder zweiten Beobachtungstage pflegten die Maxima etwas verspätet einzutreten, um sich in den nächsten Tagen in ziemlich denselben Tagesstunden einzustellen, weiterhin aber unregelmässiger zu werden, so dass dieselben in einigen Versuchen durchgehends auf spätere Tagesstunden verschoben waren. Das Minimum war im Allgemeinen nicht in dem Maasse wie das Maximum an eine bestimmte Stunde gebunden. Zu wesentlich gleichen Resultaten führten auch einige von Detmer [3]) und von Brosig [4]) angestellte Beobachtungen, und auch die Resultate Hofmeister's stehen mit denen Baranetzky's in keinem Widerspruch. Denn wenn Hofmeister das Maximum zwischen $7^1/_2$ Uhr Vormittags und $2^1/_2$ Uhr Nachmittags und weniger bestimmt an dieselbe Stunde gebunden fand, so ist doch zu beachten, dass spezifische, sowie auch individuelle Unterschiede vorkommen, dass endlich gewisse Abweichungen von Temperaturschwankungen herrühren mögen, welche ansehnlicher als bei den Versuchen Baranetzky's ausfielen. Uebrigens ist diese Periodicität nicht durch Temperaturschwankungen veranlasst, und, wie schon Hofmeister fand, kommt ein vermehrter Saftausfluss dennoch zur Geltung, wenn die Temperatur sinkt, während die Zeit des Maximums herannaht.

Eine tägliche Periodicität des Blutens scheint indess nicht allen Pflanzen zuzukommen und allgemein in der Jugend zu fehlen. Ziemlich frühzeitig tritt sie nach Versuchen Baranetzky's bei Helianthus, später bei Ricinus ein und bei Dahlia variabilis fehlte sie noch in 2 Monaten alten kräftigen Pflanzen. Auch Detmer (l. c. p. 42) theilt Beobachtungen mit, nach denen in manchen krautigen Pflanzen eine tägliche Periodicität nicht zu Stande zu kommen scheint.

Während die von Baranetzky gewonnenen Resultate ziemlich gleichmässig steigende und fallende Curven liefern, macht sich ein Hin- und Herschwanken

1) Flora 1862, p. 106.

2) Unters. über die Periodicität des Blutens in Abhandlg. d. naturf. Ges. zu Halle 1873, Bd. 13, p. 3.

3) Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 41.

4) Die Lehre von der Wurzelkraft 1876, p. 30.

in kürzeren Zeitintervallen bemerklich, wenn die Beobachtungen an Pflanzen angestellt wurden, welche keine oder wenigstens keine ausgesprochene tägliche Periode des Blutens ergaben, und ebenso traten solche Oscillationen hervor, nachdem das Bluten längere Zeit gedauert hat, und die Tagesperiode weniger markirt ist. Nach Hofmeister sollen solche secundäre Maxima und Minima auch neben deutlicher Tagesperiode zur Geltung kommen, was indess durch Experimente Hofmeister's nicht als exakt erwiesen anzusehen ist, da äussere Verhältnisse nicht vollkommen constant gehalten wurden.

Nach den noch mitzutheilenden Thatsachen kann es kaum zweifelhaft sein, dass die Tagesperiode des Blutens in einer analogen Abhängigkeit zum Tageswechsel steht, wie die täglichen periodischen Bewegungen vieler Blattorgane, für welche das Abhängigkeitsverhältniss exakt erwiesen wurde. Demnach kommt der Pflanze irgend eine erbliche, dem Rhythmus der Tagesperiode entsprechende Periodicität nicht zu; diese wird vielmehr durch den Tageswechsel inducirt, indem Nachwirkungen und neue gleichsinnige Wirkungen sich summiren. Wie bei einem Pendel ein schwacher Stoss eine nur geringe und eventuell kaum merkbare Ausbiegung erzielt, allmählich aber Schwingungen grosser Amplitude erreicht werden, wenn bei jedesmaligem Rückgang ein neuer Impuls eine Verstärkung des Ausschlages bewirkt, so wird auch ein einmaliger Tageswechsel keinen merklichen Effekt hervorrufen, während durch Summation von Nachwirkungen und neuen gleichsinnigen Wirkungen allmählich die tägliche Periode des Blutens accumulirt wird, welche nun nach Aufhören der äusseren Ursache in einem ähnlichen Rhythmus, unter constanten Bedingungen, längere Zeit fortdauert, wie ja auch ein Pendel gewisse Zeit fortschwingt, ehe es zur Ruhe kommt. Die in kürzeren Intervallen sich in der Blutungsmenge bemerklich machenden Oscillationen mögen aber wohl, analog wie die autonomen Bewegungen an Blattorganen, unabhängig von äusseren Verhältnissen sein. Näheres über diese Beziehungen wird erst bei Behandlung der periodischen Bewegungen mitgetheilt werden.

Das Fehlen der Tagesperiode des Blutens in jungen Pflanzen lehrt sogleich, dass dieselbe nicht ererbt ist, sondern erst allmählich inducirt wird. Damit stehen denn auch alle vorliegenden Beobachtungen im Einklang. So fand Baranetzky an im Dunklen erwachsenen Pflanzen von Helianthus tuberosus keine Periodicität, und an Lichtpflanzen war die Tagesperiode des Blutens stark abgeschwächt, nachdem die Objekte zuvor 10 Tage im Dunklen verweilt hatten. Ferner konnte Baranetzky die Lage der Maxima und Minima verschieben, indem er die Pflanzen längere Zeit nur Morgens oder nur Nachmittags beleuchtete, Versuche, welche mit Ricinus insignis und Helianthus tuberosus angestellt wurden. Zwei Exemplare von Helianthus, welche in einem Gewächshaus erwachsen und reich belaubt waren, wurden folgendermaassen behandelt. Die eine Pflanze kam zunächst 9 Tage ins Dunkle und wurde dann in den folgenden 25 Tagen nur Vormittags dem Lichte exponirt, die andere wurde, ohne vorher verdunkelt gewesen zu sein, während 39 Tagen nur Nachmittags ans Licht gebracht. Diese Pflanze ergab nun das Blutungsmaximum zwischen 6—8 Uhr Abends, die nur Morgens beleuchtete zeigte aber ein Maximum zwischen 2—4 Uhr Nachmittags, und bei den während des ganzen Tages beleuchteten Pflanzen lag das Maximum zwischen den genannten Zeiten. Weniger verschoben zeigte sich die Ausfluss-

zeit bei Ricinus insignis, und Helianthus tuberosus ergab kein bestimmtes Resultat, als eine auf die zweite Tageshälfte beschränkte Beleuchtung 18 Tage lang fortgesetzt worden war. Offenbar war hier die äussere Beeinflussung nicht ausreichend, um die accumulirte Periodicität umzuwenden, und das gilt auch für Experimente Brosig's (l. c. p. 35), in welchen die übliche Tagesperiode noch hervortrat, nachdem eine Pflanze von Achyranthes Verschaffeltii und von Coleus sp. einige Wochen lang des Nachts mit Gaslicht beleuchtet, am Tage aber dunkel gehalten war.

Wenn nicht wohl zweifelhaft ist, dass die tägliche Blutungsperiode als Erfolg des Tageswechsels, resp. der von diesem abhängigen Wirkungen erzielt wird, so ist es doch im Näheren noch unbekannt, welche äussere Agentien durch ihre Erfolge besonders bestimmend sind. Thatsächlich bluten ja die Pflanzen nicht, während in denselben die Tagesperiode accumulirt wird, und zumeist fehlt ein positiver Blutungsdruck in denselben überhaupt, während allerdings an hellen und trockenen Tagen mehr Wasser in die transpirirende Pflanze aufgenommen und in derselben fortgeleitet wird. Ob nun diese oder andere Vorgänge der Wasserbewegung durch Accumulation auch die Ursache der Periodicität des Blutens abgeben, oder ob diese von anderen periodischen Vorgängen abhängt, welche sich unabhängig von Blutung und Wasserbewegung, wie z. B. die eine Tagesperiode aufweisende Gewebespannung, ausbilden, muss so lange unentschieden bleiben, bis entsprechende Untersuchungen eine bestimmte Beantwortung erlauben. Die Sache wird hier complicirt dadurch, dass es sich nicht einfach um Accumulation eines dauernd gleichsinnig ausgeführten Vorganges handelt, und um so weniger wird man die Induktion, welcher die Periodicität des Blutens entspringt, einer direkten Wirkung des Lichtes auf das Blutungsphänomen (welches sich ja ohnedies zuvor nicht abspielte) zuschieben dürfen, als gerade an Wurzeln die Periodicität gemessen wurde, also an Organen, zu welchen Licht nur spärlichen Zutritt fand. Ohne die Möglichkeit leugnen zu wollen, dass dem Licht vielleicht eine wesentliche Bedeutung zukommt, darf man dasselbe doch nicht schlechthin, wie es Baranetzky thut, als die direkte Ursache der täglichen Blutungsperiode hinstellen.

Bis dahin hatten wir nur die Ausflussmengen im Auge, deren Periodicität es wahrscheinlich machen muss, dass auch die Druckhöhen periodisch schwanken. Solches gibt thatsächlich Hofmeister[1]) an, nach welchem das Maximum des Blutungsdruckes zwischen Nachmittag und Abend fallen soll, also wesentlich später zu Stande kommt, als das von Hofmeister bestimmte Maximum des Ausflusses. Indess kann man aus den von Hofmeister angeführten Beobachtungsreihen das Maximum kaum und öfters gar nicht herauslesen, und so kann man dieselben um so weniger als entscheidend ansehen, als auf Constanz äusserer Bedingungen nicht genügende Sorgfalt verwandt wurde. Bei Anwendung von abgeschnittenen und in Wasser eingestellten Aesten konnte Pitra (l. c.) merkliche tägliche Schwankungen an dem Stande der angesetzten Quecksilbermanometer nicht beobachten. Auch ich habe solche an einer in Wasserkultur erzogenen Pflanze von Zea mais nicht wahrnehmen können, obgleich das dem Stengelstumpfe aufgesetzte Manometer ein sehr enges Steigrohr hatte, welches schon bei sehr ge-

1) Flora 1862, p. 114.

ringer Abnahme oder Zunahme des Wasservolumens in der Pflanze einen deutlichen Ausschlag gegeben haben würde. Allgemein — und das tritt auch bei Hofmeister hervor — nimmt die im Manometer angezeigte Druckhöhe wieder dauernd ab, nachdem sie den höchsten Stand erreicht hatte. Eine erneute Untersuchung der Periodicität der Druckhöhe hat besonders deshalb Interesse, um beurtheilen zu können, ob etwa das Maximum oder Minimum des Blutungsdruckes mit dem Maximum des Saftausflusses zusammenfällt.

Baranetzky operirte in seinen Versuchen, welche im botanischen Institut zu Würzburg ausgeführt wurden, mit Topfpflanzen, deren Stengel gewöhnlich bis auf einen kurzen, über die Erde hervorragenden Stumpf abgeschnitten war. Vor Beginn eines Experimentes wurde der Boden mit Wasser gesättigt und die Wasserverdunstung aus dem Boden durch geeignete Vorrichtungen auf einen geringen Werth herabgedruckt. Die Bodentemperatur wurde an Thermometern abgelesen, welche nahe am Rand des Topfes eingesteckt waren. Die Ausflussmengen wurden von Stunde zu Stunde nach 2 Methoden registrirt, wie im Nähern im Original nachzusehen ist (l. c. p. 18). Hier bemerke ich nur, dass in der einen Methode durch den ausfliessenden Saft ein Burettenschwimmer gehoben wurde, mit dem ein Zeiger verbunden war, welcher Curven auf eine rotirende berusste Trommel aufschrieb (mehr über diese Methode im Kap. Zuwachsbewegung). In anderen Versuchen floss der Blutungssaft in Gläschen aus, welche auf eine horizontale Scheibe eingelassen waren, die nach einer Stunde jedesmal mit Hülfe eines Uhrwerkes plötzlich so weit gedreht wurde, dass ein anderes Gläschen unter die Ausflussröhre zu stehen kam.

Zur Veranschaulichung führe ich hier nach der graphischen Darstellung auf Taf. II (Curve I) Zahlenwerthe aus einem Experimente Baranetzky's mit Helianthus annuus an. Ich theile hier nur die Maxima und Minima mit, und bemerke, dass in den Zwischenzeiten die Curven ziemlich regelmässig steigen und fallen. Fiel das Maximum markirt auf eine einzelne Ordinate, so ist nur die bezügliche Stunde genannt, andernfalls sind die Stunden erwähnt, in welchen das Maximum einen gleichen oder einen etwas hin und her schwankenden Werth hat. Die Temperatur des Bodens schwankte während der Versuchsdauer höchstens um 0,5° C. Der Versuch begann am 29. Juni Morgens.

		Ausfluss pro Stunde.
29. Juni	11 U. Vo.	1,23 ccm
30. -	1 U. Vo.	0,8 -
- -	11 U. Vo. — 1 U. Na.	0,52 -
{ - -	11 U. Na.	0,22 -
{ 1. Juli	1 U. Vo.	0,23 -
{ - -	3 U. Vo.	0,22 -
- -	11 U. Vo. — 1 U. Na.	0,46 -
- -	11 U. Na.	0,18 -
2. -	11 U. Vo.	0,42 -
{ - -	9 U. Na.	0,24 -
{ 3. -	1 U. Vo.	0,26 -
- -	9—11 U. Vo.	0,42 -

Die Stunden zwischen 12 Uhr Nachts und 12 Uhr Mittags sind mit Vo., die übrigen mit Na. bezeichnet.

Der Ausfluss nimmt jetzt rasch ab und beträgt am 4. Juli Abends 7 Uhr, wo der Versuch abgebrochen wird, nur noch 0,05 ccm.

Entstehung des Blutungsdruckes.

§ 32. Um das Zustandekommen des Blutungsdruckes in der Pflanze etwas näher zu beleuchten, nehmen wir zunächst noch als gegeben hin, dass Zellen die Eigenschaft besitzen, Wasser einseitig hervorzupressen. Wenn solche Zellen, wie in der schematischen Figur 24, mantelförmig einen Hohlraum *h* um-

geben und gegen diesen hin die Hervortreibung von Wasser gerichtet ist, so wird endlich Wasser aus der oberen Oeffnung dieses Hohlraumes auslaufen, oder wenn diese geschlossen ist, ein Druck im Innern entstehen, welcher durch ein die Oeffnung abschliessendes Manometer angezeigt wird. Mit dem steigenden Drucke muss natürlich mehr und mehr Wasser nach Aussen filtriren und die endliche Druckhöhe ist als Gleichgewichtszustand erreicht, sobald die in der Zeiteinheit nach Aussen filtrirende Wassermenge der durch die Thätigkeit der Zellen nach Innen getriebenen Wassermenge gleich ist. Werden nun einige Zellen dieser Mantellage inaktiv, so wird in der Zeiteinheit natürlich weniger Wasser in den Innenraum *h* geschafft, und unter sonst gleichbleibenden Verhältnissen muss der Blutungsdruck sinken, weil ja diese inaktiven Zellen noch wie zuvor Wasser nach Aussen filtriren lassen. Eine freilich geringere Senkung dieses Druckes muss auch dann eintreten, wenn einige der Mantelzellen nicht gerade inaktiv werden, jedoch ihre wassereinpressende Eigenschaft theilweise einbüssen. In diesem, wie in jedem Falle, wenn nach Erreichung der endlichen Druckhöhe an einzelnen Stellen mehr Wasser nach Aussen als nach Innen geschafft wird, muss eine entsprechende Wassercirculation durch den Apparat gehen. Auf das nicht unwahrscheinliche Vorkommen solcher circulirenden Wasserbewegung in Pflanzen ist auch bereits in § 29 hingewiesen worden. Da nun, wie aus Späterem hervorgeht, die hervortreibende Kraft nur vom Protoplasmakörper ausgehen kann, so stellen auch die die Innen- und Aussenfläche des Cylinders (Fig. 24) verbindenden Querwände inaktives Areal vor, welches indess Filtration von Wasser gestattet und so eine gewisse Depression des Blutungsdruckes veranlassen wird. Vortheilhaft für den Blutungsdruck ist es aber, dass in den jungen, der Wasseraufnahme dienenden Wurzeltheilen die Epidermiszellen lückenlos aneinander stossen.

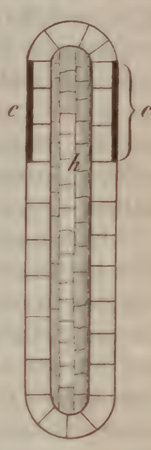


Fig. 24.

Lassen wir nun die Aussenwandung der Epidermiszellen in dem mit *c* in Fig. 24 bezeichneten Areale ganz undurchlässig für Wasser werden, so können diese Zellen dennoch Wasser nach *h* hervorpressen, weil ihnen ja von benachbarten Zellen aus Wasser zugeführt wird, und aus gleichem Grunde werden auch im Innern eines Pflanzenkörpers liegende Zellen Wasser hervortreiben können. Unter solchen Umständen kommt ein Blutungsdruck selbst dann zu Wege, wenn alle der Wasseraufnahme dienenden Epidermiszellen inaktiv sind, und vielleicht in der Wurzel überhaupt aktiv mitwirkende Zellen nicht existiren. Begreiflicherweise wird aber (ceteris paribus) der Blutungsdruck geringer ausfallen, wenn die Wasser durchlassenden Epidermiszellen der Wurzeln eine nach Innen wirkende Pumpkraft nicht entwickeln.

Die dargelegten Principien wird man leicht auf complicirtere Verhältnisse übertragen können. Auch ist nach dem Gesagten klar, dass zum Zustandekommen eines Blutungsdruckes im Innern der Pflanze eine aktive Pumpkraft in den Wurzeln nicht gerade nothwendig ist, und dieserhalb habe ich auch vermieden, den Blutungsdruck in der bisher üblichen Weise als Wurzeldruck zu bezeichnen. Welche Zellen in einem bestimmten Falle die aktiven sind, muss jedesmal speziell bestimmt werden. Von dem Protoplasmakörper dieser Zellen wird Wasser

zunächst in die Zellwandungen getrieben, in denen sich, sobald sie mit Wasser gesättigt sind, der Druck fortsetzt und von denen aus das Wasser auch seinen Weg in das Innere der Gefässe und überhaupt todter Elementarorgane nimmt.

Seit Dutrochet ist wohl nie mehr bezweifelt worden, dass der Blutungsdruck osmotischen Wirkungen entspringt, und in der That ist sein Zustandekommen an die Existenz lebender und turgescenter Zellen gekettet. In diesen ist aber bekanntlich die osmotische Druckkraft gegenüber dem Blutungsdruck zumeist sehr hoch, und wie es füglich auch nicht anders sein kann, wird die Kraft, mit welcher Wasser aus Zellen hervorgetrieben wird, nur ein Bruchtheil der in der Zelle bestehenden Druckkraft ausmachen. Doch ist wohl zu beachten, dass der Blutungsdruck als Resultante der vorerwähnten Verhältnisse im Allgemeinen geringer sein wird, als die Kraft, mit welcher mindestens aus einzelnen aktiven Zellen Wasser in die Umgebung hervortritt.

In jedem Falle muss zur Erzeugung eines Blutungsdruckes an irgend welchen Flächenstücken einer Zelle mehr Wasser nach Aussen befördert als aufgenommen werden, also eine Wasserströmung durch die aktiven Zellen gehen. Um dieser in causaler Hinsicht näher zu treten, wird zunächst entschieden werden müssen, ob in dem lebendigen Zellleib selbst oder in der äusseren Umgebung dieses, also in der Zellhaut und den diese imbibirenden Körpern, die Ursache solcher Wasserbewegung gegeben ist. Thatsächlich wird ja aus einer Zelle Wasser nach einer Seite hervortreten, und eventuell ein Wasserstrom durch die Zelle zu Stande kommen, wenn dieselbe einseitig mit einer osmotisch wirksameren Lösung in Contact steht. Man braucht nur ein Tröpfchen einer concentrirteren Salzlösung auf die Oberfläche einer turgescenten Wurzel aufzusetzen, um sogleich die erzielte osmotische Wasserbewegung in der Volumzunahme jenes Tröpfchens ausgesprochen zu finden (vgl. § 10), und eben dieses wird immer an einer turgescenten Zelle eintreten, sobald die Zellwandung nicht allseitig mit gleich wirksamer Flüssigkeit imbibirt ist. Thatsächlich entsteht in solcher Weise, wie weiterhin gezeigt wird, die Wasserausscheidung in Nektarien, welche eine Folge davon ist, dass an den fraglichen Stellen osmotisch wirkende Körper sich finden, sei es, dass sie hier entstehen, oder hierher befördert wurden.

Innerhalb der Pflanze sind die Zellhäute nie mit reinem Wasser imbibirt, und Ursachen für einen einseitigen Wasseraustritt sind in jedem Falle gegeben, wo entsprechende Differenzen in der osmotischen Leistungsfähigkeit der Imbibitionsflüssigkeit bestehen. Auch ist denkbar, dass dauernd gewisse Unterschiede durch Stoffmetamorphosen und Stoffwanderung in der Pflanze unterhalten werden, oder vielleicht könnte die Imbibitionsfähigkeit der eine Zelle umkleidenden Haut an verschiedenen Stellen ungleich sein, und so erzielt werden, dass die Plasmamembran stets an bestimmten Stellen mit ungleichwerthigen Lösungen in Contact steht. Ferner darf man nicht vergessen, dass schon sehr verdünnte Lösungen, resp. Concentrationsunterschiede, einer ansehnlichen osmotischen Druckkraft entsprechen können (§ 11). Dieses alles erwogen, darf man doch die Ursache eines höheren Blutungsdruckes in den ausserhalb des Protoplasmakörpers befindlichen Lösungen nicht suchen. Denn Unger[1]) fand den Blutungssaft des Weinstockes bis auf ein spezifisches Gewicht von 1,0001

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 444.

herabgehend, und diesem entspricht jedenfalls eine so geringe Concentration (in einer solchen Salpeterlösung würde $^1/_{60}$ Proc. enthalten sein), dass auch ein Körper hoher osmotischer Leistung einen Blutungsdruck von 1 Atmosphäre nicht erzeugen würde, selbst wenn er für diesen Zweck möglichst günstig in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwandungen vertheilt würde. Wäre diese Imbibitionsflüssigkeit maassgebend, so würde mit hoher Wahrscheinlichkeit eine ansehnliche Variation des Blutungsdruckes eingetreten sein, als eine 0,4procentige Wasserkulturlösung plötzlich durch reines Wasser ersetzt wurde, während ich thatsächlich nur eine geringe Schwankung beobachtete, als ich einen solchen Versuch mit einer in Wasserkultur erzogenen Maispflanze ausführte.

Es müssen deshalb innerhalb des lebendigen Protoplasmakörpers Verhältnisse bestehen, welche es mit sich bringen, dass Wasser einseitig aus Zellen hervorgepresst wird. Denn dieses würde durch die Zellwandung auch dann nicht erzielt werden, wenn verschiedene Flächenstücke derselben ungleichwerthig ausgebildet sind. Wie sowohl Qualitäten der Plasmamembran, als auch bestimmte Vertheilung der osmotisch wirksamen Zellinhaltsstoffe zu geeigneter Wasserauspressung führen können, habe ich in meinen »Osmotischen Untersuchungen« (p. 223) dargelegt, auf welche ich verweisen muss. Ob nun in Wirklichkeit eine der dort genannten Einrichtungen, oder ob vielleicht wie ein Pumpwerk wirkende Druckschwankungen (Pulsationen) in der Zelle den Blutungsdruck erzeugen, lässt sich auf Grund unserer derzeitigen Kenntnisse nicht entscheiden. Indess handelt es sich um Eigenschaften, welche nicht allen pflanzlichen Zellen zukommen, und die in einer bestimmten Zelle nicht zu allen Zeiten in derselben Qualität fortbestehen müssen.

Einen lehrreichen Fall einseitiger Wasserausscheidung durch bestimmte Reize bieten die auf der inneren Blattseite von Dionaea muscipula befindlichen Drüsenhaare, welche durch sehr geringe Mengen stickstoffhaltiger Substanzen, nicht aber durch mechanische Reizung, zu reichlicher Secretion von Säure und Pepsin enthaltender Flüssigkeit veranlasst werden, und nach Entfernung der wirkenden Ursache auf den früheren Zustand zurückkehren[1]. Auch Drosera und andere fleischverdauende Pflanzen bieten Beispiele, wie durch bestimmte Einflüsse Ausscheidung von Wasser oder löslichen Stoffen veranlasst wird. Zum Theil und insbesondere auch bei Dionaea kommen diese Ausscheidungen so zu Stande, dass nicht in der osmotischen Wirkung eines ausserhalb befindlichen Stoffes, sondern in Eigenschaften des Protoplasmakörpers die Ursache liegen muss. Wo vorhanden, greifen aber osmotische Leistungen der umgebenden oder die Zellhaut imbibirenden Lösung in das Resultat der Wasserausscheidung ein, und stets wird es in concreten Fällen spezieller Prüfung bedürfen, ob die Ursache zu solchen Ausscheidungen durch die ausserhalb oder innerhalb der Zelle bestehenden Verhältnisse gegeben ist.

Die von Dutrochet[2] versuchte Erklärung des Blutens ist ungenügend, während Hofmeister[3] die Sache insoweit im Allgemeinen richtig auffasste, als es sich um Einpressen von Wasser in das Innere der Pflanze als Ursache des Phänomens handelt. Hinsichtlich der causalen Zurückführung des Blutungsdruckes auf die Thätigkeit einzelner Zellen mussten die Deutungen Hofmeister's und der sich im Wesentlichen ihm anschliessenden anderen

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen, übers. von Carus 1876, p. 276.

2) Mémoires, Brüssel 1837, p. 202. 3) Flora 1858, p. 8, 1862, p. 142.

Forscher unzureichend ausfallen, da unrichtigerweise die Zellhaut als der osmotisch bestimmende Theil der Zelle angesehen und in der Qualität der Zellhaut die Ursache einseitiger Wasserauspressung gesucht wurde. Ebenso wurde die Bedeutung einer ausserhalb der Zelle befindlichen und die Zellhaut imbibirenden Lösung nicht erkannt, worin freilich nicht bei dem Blutungsdruck, jedoch in den diesem allgemein als analog angereihten Nektarien die Ursache der Wasserausscheidung beruht. Eine der obigen Darstellung conforme Darlegung der principiellen Gesichtspunkte gab ich in meinen »Osmotischen Untersuchungen« (p. 223). In diesen ist auch dargethan, wie die zur Veranschaulichung von Hofmeister und nach gleichem Princip von Anderen [1] zusammengestellten Apparate den in der Pflanze gegebenen Bedingungen nicht genügend entsprechen. Ich unterlasse es, näher hierauf einzugehen, indem ich auf meine citirte Arbeit verweise.

Wasserabgabe aus unverletzten Pflanzentheilen.

§ 33. Eine Ausscheidung von wässriger Flüssigkeit kommt an oberirdischen Pflanzentheilen ziemlich häufig vor, dürfte indess auch an unter der Erde befindlichen und submersen Pflanzentheilen nicht fehlen (vgl. § 29). Wir halten uns hier allein an oberirdische Pflanzentheile, an welchen zumeist nur bestimmte Stellen zur Ausscheidung von Wasser dienen, und zwar sowohl offene Ausführungsgänge, als auch oberflächliche Gewebepartien, deren Cuticula gewöhnlich nicht oder nur wenig während der Secretion entwickelt ist. Ein Hervortreten von Wasser aus Oeffnungen kommt namentlich an Laubblättern nicht weniger Pflanzen vor, bei welchen an den Blattzähnen oder auch an anderen Stellen befindliche Wasserspalten als Ausführungsgänge von Intercellularräumen funktioniren, in denen sich bei genügender Saftfülle Wasser ansammelt. An der Spitze jüngerer Grasblätter dagegen bilden sich häufig Risse in der Epidermis und den angrenzenden Zelllagen, aus welchen in ähnlicher Weise wie aus Wasserspalten Flüssigkeitstropfen erscheinen können. In diesen Fällen wird das Wasser durch einen im Innern der Pflanze entwickelten Blutungsdruck nach Aussen befördert, und insofern schliesst sich das Phänomen dem in dem vorigen Paragraphen behandelten Bluten an, bei welchem die Ausführungsöffnungen nicht normal entstehen, sondern durch Verletzungen künstlich hergestellt werden.

Um eine einseitige Ausscheidung von Wasser handelt es sich sowohl da, wo durch die Thätigkeit von Binnenzellen ein Blutungsdruck entsteht, als auch da, wo die secernirenden Zellen oberflächlich liegen, und es zur Ausscheidung von Flüssigkeit der Vermittlung eines Ausführungsganges nicht bedarf. Eine solche oberflächliche Lage ist in den Nektarien gegeben, welche sich bekanntlich in vielen Blüthen, aber auch an gewissen Laubblättern finden; ferner an Drüsenhaaren, welche auch den schon erwähnten (§ 32), in Folge gewisser Reize eintretenden Wasseraustritt am Blatte von Dionaea muscipula vermitteln und, wie es scheint, allein die in dem Kamme von Nepenthes sich ansammelnde Flüssigkeit secerniren. Schon in den Drüsenhaaren sehen wir frei hervorragende Zellen Flüssigkeit secerniren, und solches kommt auch bei Pilzen vor. So bei den einzelligen Mucor-Arten und bei Pilobolus crystallinus, an deren über das Substrat hervorragenden Fruchtträgern auf der Spitze oder seitlich ein oder

---

1) So von Hoffmann (Annal. d. Physik u. Chemie, Bd. 117, p. 264); Sachs (Experimentalphysiologie 1865, p. 207); Detmer (Beiträge zur Theorie d. Wurzeldruckes 1877, p. 21).

einige Wassertröpfchen in einem feuchten Raum häufig erscheinen, ferner ebenso bei den gegliederten Hyphen von Penicillium und anderen Schimmelpilzen[1]. Auch an manchen zusammengesetzten Pilzkörpern kann Wasser ausgeschieden werden, z. B. bei Nyctalis asterophora, Hypochnus, einigen Polyporus-Arten, an den wachsenden Spitzen von Hypoxylon carpophilum[2], am Hymenium von Merulius lacrymans und an manchen Sclerotien.

Die ausgeschiedene Flüssigkeit ist entweder, so die aus Wasserspalten hervortretende, wie der Blutungssaft, eine sehr verdünnte Lösung oder substanzreicher, wie in den Nektarien, wo schon der Geschmack den oft ansehnlichen Zuckergehalt erkennen lässt. In den Nektarien hängt die Wasserausscheidung allein von der osmotischen Wirkung der ausserhalb der Zellen befindlichen löslichen Stoffe ab, während es wahrscheinlich ist, dass der Druck, welcher die Secretion aus Wasserspalten veranlasst, in analoger Weise wie der Blutungsdruck zu Stande kommt. Doch lassen sich die verschiedenen Vorgänge der Wasserausscheidung nicht streng getrennt halten, je nachdem sie durch osmotische Saugung oder durch eine aktive Wasserhervorpressung aus Zellen zu Stande kommen; denn überall, wo ausserhalb des lebendigen Zellenleibes osmotisch wirkende Stoffe in entsprechender Vertheilung vorhanden sind, muss diesen auch eine Mitwirkung zufallen, und möglicherweise spielen in einzelnen Fällen beide Ursachen eine gleich bedeutungsvolle Rolle.

Abgesehen von den Nektarien, sind aber auch die vorliegenden Kenntnisse über die Ursache der Wasserausscheidungen vielfach zu unvollkommen, um hinsichtlich der causalen Entstehung den verschiedenen Fällen den richtigen Platz anweisen zu können. Doch lässt sich annehmen, dass, wie bei den Nektarien, die Wasserausscheidung der meisten Drüsenhaare durch osmotische Saugung zu Wege kommt, jedoch nicht bei allen, da bei Dionaea eine aktive Hervorpressung aus Zellen vorliegt, und wahrscheinlich auch bei Nepenthes, vielleicht auch bei Drosera, die Wassersecretion aus Drüsen vermittelst oder wenigstens unter Mitwirkung solcher Aktivität der Zellen entstehen dürfte. Der reichliche Zuckergehalt in der Wasserausscheidung der Sclerotien von Claviceps (de Bary l. c.) lässt eine den Nektarien analoge Ursache vermuthen. Auch die Wassertropfen an Pilobolus scheinen nach noch mitzutheilenden Erfahrungen osmotischer Saugung den Ursprung zu verdanken.

Der Wassergehalt der Pflanzen hat begreiflicherweise immer Einfluss auf die Wasserausscheidung aus Pflanzen, doch dauert diese in Nektarien durchgehends fort, wenn die Pflanze nicht mit Wasser gesättigt ist, während unter diesen Umständen das Hervortreten von Tropfen aus offenen Ausführungsgängen nicht stattfindet. Diese Hemmung entspringt hier den gleichen Ursachen, welche das Bluten nicht völlig turgescenter Pflanzen verhindern, und selbst wenn in solchen einzelne Zellen noch Wasser hervorpressen sollten, so würde doch ein Austritt nicht stattfinden, so lange andere Zellen vorhanden sind, welche Wasser aufsaugen. In den Nektarien kann hingegen Wasser nach Aussen hervortreten, weil auch nicht völlig turgescenten Zellen eine Lösung noch Wasser entzieht, sofern deren osmotische Wirkung genügend ist.

---

1) Vgl. de Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 228.

2) J. Schmitz, Linnaea 1843, Bd. 17, p. 472.

Hervorpressung von Wassertropfen durch Blutungsdruck.

§ 34. Eine durch Blutungsdruck vermittelte Wasserausscheidung an oberirdischen Pflanzentheilen stellt sich zwar nicht bei allen, jedoch bei zahlreichen Pflanzen ein, wenn dieselben in einem turgescenten Zustand in einem wasserdampfreichen Raume gehalten werden. Demgemäss kommt dieses Phänomen an lebhaft transpirirenden Pflanzen nicht vor, tritt aber im Freien unter geeigneten Bedingungen, z. B. in der Nacht, nicht selten ein. Sehr gewöhnlich sind es sogen. Wasserporen, aus denen Wassertropfen hervortreten, doch können diese auch, wenigstens wenn in abgeschnittene Stengeltheile unter genügendem Druck Wasser gepresst wird, nach Moll[1]) unter Injektion von Intercellularräumen aus sonst luftführenden Spaltöffnungen zum Vorschein kommen, oder bei manchen Pflanzen auch an Stellen, an welchen offene Ausführungsgänge sich nicht finden, durch Zellen hervordringen. In einzelnen Fällen, wie an der Blattspitze junger Gräser, dienen auch Einreissungen der Gewebe als Austrittsstellen für Wasser. Eine Ausscheidung von Flüssigkeit aus Wasserporen zeigen sehr schön Colocasia und andere Aroideen, welche gegen die Blattspitze hin 2 bis 3 besonders grosse, z. Th. schon mit freiem Auge wahrnehmbare Poren besitzen. Ferner ist solche Wasserausscheidung an den Blattzähnen vieler Pflanzen (sehr schön bei Impatiens noli tangere und Balsamina, dann bei Fuchsia, Tropaeolum, Vitis, Brassica, Salix u. a.) zu beobachten, wenn Topfpflanzen unter eine Glocke gesetzt werden oder in Zweige Wasser unter einem Quecksilberdruck von 10 bis 30 cm eingepresst wird, während die Pflanzen sich in einem dampfgesättigten Raume befinden.

Es ist hier nicht nöthig, näher auf den anatomischen Bau dieser Poren einzugehen, da derselbe bei de Bary[2]) behandelt ist. Kurz bemerkt sei nur, dass bei Aroïdeen die Wasserporen die Ausführungsgänge von Intercellularräumen sind, welche die marginalen Gefässbündel im Blatte begleiten, während bei vielen anderen Pflanzen der Intercellularraum auf einen unterhalb des Porus befindlichen grösseren oder kleineren, einer Athemhöhle ähnlichen Raum beschränkt ist. Da dieser Raum gewöhnlich von lückenlos aneinanderschliessenden zartwandigen Zellen begrenzt ist, so muss das austretende Wasser seinen Weg durch dieses Gewebe nehmen, wobei übrigens unentschieden bleibt, ob diese Zellen selbst aktiv thätig sind oder nur als Filtrationswege für Wasser dienen, dessen Zuleitung offenbar dadurch erleichtert wird, dass ein Gefässbündelstrang unterhalb des fraglichen Gewebes zu endigen pflegt. Ohne die Aktivität jener Zellen auszuschliessen, sprechen doch für Durchpressung von Wasser als mindestens wesentlich mitspielende Ursache die Experimente, in welchen unter Anwendung von künstlichem Druck nicht nur Wassertropfen schnell erschienen[3]), sondern auch, wie Moll (l. c. p. 86) zeigte, in dem ange-

---

1) Unters. üb. Tropfenausscheidung und Injektion der Blätter 1880. — Separatabz. aus Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akademie, Amsterdam. Vorläufige Mittheilung, Bot. Ztg. 1880, p. 49. — Moll nennt allgemein solche Austrittsstellen für Wasser Emissorien.

2) Anatomie 1877, p. 54 u. 391. Einiges auch bei Reinke, Jahrb. f. wiss. Botanik 1876, Bd. 10, p. 119. — Hier u. bei Moll l. c., auch weitere Beispiele für Tropfenausscheidung. Aeltere Literatur bei Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 112.

3) Solches beobachtet von de Bary (Bot. Ztg. 1869, p. 883 Anmerkung); Prantl (Flora 1872, p. 381).

wandten Wasser gelöster Farbstoff von Phytolacca decandra in dem hervortretenden Wassertropfen nachzuweisen war. In analogem Sinne wirkt der in turgescenter Pflanze entstehende Blutungsdruck, und die fragliche Wasserausscheidung erscheint somit als eine Folge des geringen Filtrationswiderstandes, welchen die fraglichen zartwandigen Gewebe entgegensetzen.

Gegen eine ansehnlichere Aktivität jenes kleinzelligen Gewebes (Epithema) spricht auch der Umstand, dass an abgeschnittenen und in Wasser gestellten Pflanzentheilen die Wasserausscheidung an den Blattzähnen ganz unterbleibt oder doch nur kurze Zeit und sehr abgeschwächt zum Vorschein kommt, wie es an Impatiens balsamina und an Fuchsia spec. von Herrn Wilson beobachtet wurde. Uebrigens ist es für die Druckfiltration gleichgültig, in welchen Theilen des Pflanzenkörpers der Blutungsdruck seinen Ursprung nimmt, und das negative Verhalten abgeschnittener Pflanzen schliesst die Stengel nicht als aktiv mitwirkende Theile aus, weil ja die in Wasser befindliche Schnittfläche relativ leicht Wasser nach Aussen filtriren lässt und so eine Depression des angestrebten Blutungsdruckes herbeiführen muss. Bei Aroideen wird in den genannten Intercellularraum Wasser aus dem Blattstiel in das Blatt transportirt, und demgemäss fand auch Duchartre[1]) nach Wegschneiden des Blattes von Colocasia antiquorum Wasser aus dem geöffneten Kanal fortdauernd hervortreten. Ob auch das Blatt aktiv beim Einpressen von Wasser in diesen Kanal mitwirkt, ist nicht sicher zu sagen, doch nicht unmöglich, da nach Duchartre eine geringe Ausscheidung aus dem Porus fortdauern soll, wenn durch einen Einschnitt an der Basis des Blattes die Communication unterbrochen ist, während ein in der Nähe der Blattspitze angebrachter Einschnitt die Ausscheidung bei Colocasia ganz aufhob.

Bei den meisten Pflanzen erscheinen an den secernirenden Stellen einzelne Tröpfchen, welche selbst unter günstigen Verhältnissen nur selten oder gar nicht abfallen, doch kommt bei Aroideen auch reichlichere Wasserausscheidung zu Wege. Musset[2]) sah bei Colocasia esculenta bis zu 85 Tropfen, Duchartre (l. c. p. 250) bei Colocasia antiquorum 25—26 Tropfen in einer Minute von der Blattspitze abfallen, und die von letztgenannter Pflanze in einer Nacht gesammelte Flüssigkeit betrug 22,6 gr. Während die Tropfen sich sonst langsam anzusammeln pflegen, sah Musset dieselben mit gewisser Gewalt hervorgepresst und bis zu $3^3/_4$ Zoll weit fortgeschleudert werden. Ja Munting (1672)[3]) erzählt sogar, was spätere Forscher freilich nicht wieder beobachteten, dass er aus Aroideenblättern einen feinen Wasserstrahl wie eine Fontäne habe hervorspringen sehen.

Die aus Wasserporen austretende Flüssigkeit ist, ähnlich wie der Blutungssaft, eine sehr verdünnte Lösung. In Untersuchungen Unger's[4]) an Richardia aethiopica, Colocasia antiquorum, Zea mais und Brassica cretica ergab sich der Gehalt an festen (zum guten Theil an-

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1859, IV sér., Bd. 12, p. 267. — Die fraglichen Kanäle hatte als Ausführungsgänge bereits Schmidt erkannt (Linnaea 1831, Bd. 6, p. 65). Näheres über dieselben bei de la Rue, Bot. Ztg. 1866, p. 317.

2) Compt. rend. 1865, Bd. 61, p. 683.

3) Nach einem Referat in Flora 1837, p. 717.

4) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 19. — Einige Untersuchungen über Aroideen auch bei Duchartre l. c. p. 241.

organischen) Bestandtheilen zwischen 0,001 und 0,0007 Procent. Aus solcher verdunstenden Flüssigkeit stammen auch die Schüppchen aus Calciumcarbonat, welche sich an Blättern mancher Saxifraga-Arten über den Wasserspalten absetzen, ebenso voraussichtlich die Kalkschüppchen bei Plumbagineen und einigen anderen Pflanzen[1]. Etwas reicher an gelösten Stoffen ist die in Bechern von Nepenthes ausgeschiedene Flüssigkeit, in der Völcker[2]) 0,92—0,85 Proc. festen Rückstand fand. In dieser Flüssigkeit, sowie auch in der bei Dionaea muscipula und anderen fleischverdauenden Pflanzen ausgeschiedenen, sind Pepsin und freie organische Säuren gelöst (vgl. § 47). Während bei Dionaea über aktive Hervorpressung der secernirten Flüssigkeit kein Zweifel sein kann, muss es bei Nepenthes dahin gestellt bleiben, ob solche Aktivität — wie das wohl der Fall sein dürfte — oder ob osmotische Saugung die Füllung der Becher veranlasst[3]. Jedenfalls wird bei dieser Pflanze Wasser nur mit geringer Kraft hervorgetrieben, da fernere Ausscheidung schon aufhört, wenn durch partielle Anfüllung der Becher ein entsprechender Wasserdruck zu Stande gekommen ist. Uebrigens liegt die Ursache der Secretion bei Nepenthes und Dionaea entweder in den Drüsenhaaren, oder wenigstens in Blattzellen, da die Becher jener Pflanze sich auch mit Wasser füllen, wenn abgeschnittene Blätter in Wasser eingestellt werden (Wunschmann l. c. p. 31), und ebenso an abgeschnittenen Blättern von Dionaea die Wasserausscheidung in Folge entsprechender Reize eintritt.

Wasserausscheidung in Nektarien.

§ 35. Eine Folge osmotischer Saugung ist durchgehends die Wasserausscheidung in Nektarien, welche bekanntlich in sehr vielen Blüthen, jedoch auch an manchen Blättern vorkommen, wie z. B. auf der unteren Blattseite bei Prunus laurocerasus, am Blattstiel von Acacia lophantha und Prunus avium[4]). Dieses Secret ist stets reich an gelösten, insbesondere an zuckerartigen Stoffen, die sich durch den süssen Geschmack des Nektars ohne weiteres bemerklich machen. Wilson fand für den Nektar aus den Blüthen von Fritillaria imperialis 3 Proc. wesentlich aus organischer Substanz bestehenden Rückstand, und offenbar kann der Nektar noch viel substanzreicher sein, da Buchner[5]) für Agave americana dessen spezifisches Gewicht zu 1,05, für Agave lurida sogar zu 1,2 bestimmte. Falls nur Zucker gelöst wäre, würde schon bei einem spezifischen Gewicht von 1,05 die Lösung 10 Procent enthalten.

Dass die Wasserausscheidung nicht, wie bis dahin allgemein angenommen wurde, durch Auspressung von Wasser zu Stande kommt, zeigten mir sogleich einige Versuche mit Blüthen von Fritillaria imperialis, weiterhin ist dann dieses Thema einer kritischen Untersuchung im Tübinger botanischen Institute von Herrn Wilson unterzogen, auf dessen Versuche sich das Folgende stützt. Der strenge Beweis, dass die Wasserausscheidung durch osmotische Saugung erzielt wird, ist damit geliefert, dass jene immer aufhört, sobald die osmotisch wirkenden Stoffe beseitigt sind, durch Einbringen solcher in die Nektarien die Secretion aber sogleich wieder veranlasst werden kann. Wendet man etwas ältere

---

1) Näheres de Bary, Anatomie 1877, p. 113.

2) Nach Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25.

3) Ueber die Drüsenhaare in dem Becher von Nepenthes vgl. Wunschmann l. c. p. 12 und de Bary l. c. p. 107.

4) Weitere Beispiele u. Literaturangaben bei Caspary, de nectariis 1848; Martinet, Annal. des scienc. naturell. 1872, V sér., Bd. 14, p. 188; Reinke, Jahrb. f. wiss. Botanik 1876, Bd. 10, p. 119; Jürgens, Bot. Ztg. 1873, p. 711; Behrens, Flora 1879, p. 2. — In diesen Schriften, sowie in de Bary's Anatomie p. 93, ist auch der Bau der Nektarien behandelt.

5) Citirt nach Unger, Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 446.

Blüthen von Fritillaria imperialis an, so ist die Secretion fast immer vollständig aufgehoben, wenn aus den grossen Nektarien im Grunde des Perigons sämmtliche gelöste Stoffe durch Auswaschen mit Wasser entfernt werden. Um dasselbe zu erreichen, muss solche Auswaschung an etwas jüngeren Blüthen gewöhnlich zweimal, an noch nicht geöffneten Blüthen meist drei- bis viermal wiederholt werden, da nach der ersten Operation die Ausscheidung, jedoch in schwächerem Maasse, wiederkehrt. Ist die Secretion einmal beseitigt, so kehrt sie überhaupt nicht wieder, kann indess jederzeit baldigst in der früheren Weise erzeugt werden, wenn ganz wenig einer concentrirten Zuckerlösung oder ein winziges Fragment angefeuchteten Zuckers in die Nektarien gebracht wird, und nun erlischt die Ausscheidung in den alternden Blüthen nicht früher, als solches normalerweise der Fall ist. Analoge Resultate wurden mit anderen Blüthen, so auch mit denen von Acer Pseudoplatanus, gewonnen, in welchen Spaltöffnungen an dem Nektar abscheidenden Discus sich finden. Auch die Erfahrungen an den Nektar absondernden Blattstielen von Acacia lophantha und an den Blättern von Prunus laurocerasus stimmen mit obigem überein. Bei der letztgenannten Pflanze bedurfte es, je nachdem jüngere oder ältere Blätter gewählt wurden, 2 bis 6maliger Abwaschung, ehe die Nektarien in dampfgesättigter Luft trocken blieben.

Die osmotisch wirkende Substanz stammt offenbar theilweise aus einer Metamorphose in den Aussenwandungen der entsprechenden Epidermiszellen, eine Metamorphose, welche gewöhnlich mit einer Sprengung der zuvor gebildeten Cuticula verbunden ist. Indess scheiden auch die Zellen der Nektarien gelöste Stoffe aus. Dieser Prozess dürfte allgemein thätig eingreifen und in manchen Fällen überhaupt allein das osmotisch wirkende Material liefern. Denn die erwähnte Zellstoffmetamorphose ist nicht in allen Nektarien zu bemerken und die nach dem Auswaschen wiederkehrende Füllung der Nektarien wird durch Stoffe veranlasst, welche aus dem Inneren des angrenzenden Zellgewebes nach Aussen geschafft werden; unter diesen Stoffen ist Glycose in jedem Nektartropfen durch Fehling'sche Kupferlösung leicht zu erkennen. Welche Verhältnisse die Hinausschaffung solcher Substanzen in den Nektarien verursachen, ist eine besondere und zur Zeit nicht befriedigend zu beantwortende Frage, welche indess in analoger Weise bei allen Vorgängen der Stoffwanderung wiederkehrt. Soviel ist aber aus obigen Versuchen zu entnehmen, dass die secernirenden Gewebe der Nektarien nicht unbegrenzt osmotisch wirksame Körper auszugeben vermögen und diese Eigenschaft mit dem Alter mehr und mehr verlieren.

Da die Secretion in Nektarien auf localer osmotischer Saugung beruht, dauert dieselbe auch an abgetrennten Pflanzentheilen fort, wie Unger[1]) bereits für die Nektarien an den Blattstielen von Acacia constatirte und wie an in Wasser stehenden Blüthen, ja selbst an isolirten Blüthentheilen leicht zu beobachten ist. Ausserdem hört die Secretion auch an Pflanzen nicht auf, welche mit Wasser nicht gesättigt sind. Selbst als beblätterte Zweige von Prunus laurocerasus durch Wasserverlust um 26,9 Proc. leichter geworden waren, fand Wilson noch merkliche Secretion der Blattnektarien, wenn nun die gewelkten Zweige in

---

1) Flora 1844, p. 707 Anmerkung.

einen feuchten Raum kamen, in welchem sie übrigens an Gewicht nicht zunahmen. In trockener Luft können natürlich auch Nektarien zum Abtrocknen gebracht werden, und in diesem Falle wird sicher ein Theil der gelösten Stoffe in das Zellgewebe, zum mindesten in die Zellwandungen wieder aufgenommen. Im Allgemeinen aber sind die in den Nektarien ausgeschiedenen plastischen Stoffe nicht dazu bestimmt, wieder in den Stoffwechsel der Pflanze gezogen zu werden, und nicht wenige Blüthen fallen ab, während die daran befindlichen Nektarien noch secerniren, deren Bedeutung als Lockspeise für Insekten übrigens zur Genüge bekannt ist [1]. — Es sei auch noch bemerkt, dass die Nektarien für Filtration unter Druck keineswegs besonders bevorzugte Eigenschaften besitzen und dieserhalb beim Einpressen von Wasser in abgeschnittene Pflanzen an den Nektarien nicht leichter, als an vielen anderen Stellen Wasser zum Vorschein kommt.

Eine gesteigerte Transpiration vermag natürlich Nektarien trocken zu halten, wenn durch dieselbe ebensoviel Wasser weggenommen, als durch die osmotische Saugung hineingeschafft wird. Dagegen hemmt Transpiration indirekt, indem sie den Turgescenzzustand vermindert, die Secretion in Nektarien nicht so leicht, wie die durch Blutungsdruck vermittelte Wasserauspressung. Deshalb muss es auch fraglich bleiben, ob die am Tage geringere Wasserausscheidung, welche Duchartre (l. c.) an Blättern von Aroideen beobachtete, nicht auf die Tags gesteigerte Transpiration fällt, und ebenso können die Experimente Unger's [2] mit Aroideen diese Zweifel nicht beseitigen. Immerhin ist es denkbar, dass, so gut wie eine von der Transpiration direkt unabhängige tägliche Periodicität des Saftausflusses an verletzten Pflanzen bekannt ist, eine solche Periodicität auch für die Tropfenausscheidung besteht. In der That sollen nach Korthals [3] die Becher von Nepenthes am Tage mehr Wasser enthalten, als in der Nacht; doch bedarf diese nicht widerspruchsfreie Angabe zunächst näherer Prüfung, und zudem bleibt es fraglich, ob es sich hier um eine Variation aktiver Wasserauspressung oder osmotischer Saugung handeln wird. Thatsächlich hat nämlich Beleuchtung einen entschiedenen Einfluss auf die Wasserausscheidung in gewissen Nektarien, welche nach Ch. Darwin [4], bei ungenügendem Lichte an den Nebenblättern von Vicia sativa und in den Blüthen von Lobelia erinus aufhört. Ferner fand Wilson, dass die Nektarien auf der Rückseite der Nebenblätter von Vicia faba überhaupt nicht zur Secretion kamen, wenn die Pflanzen in stark diffusem Sonnenlicht erzogen wurden. Unter diesen Bedingungen blieben auch die mit Fliesspapier abgetrockneten Nektarien trocken, welche zuvor an einem Südfenster stark ausgeschieden hatten und bei dieser Beleuchtung nach dem Abtrocknen gleichfalls wieder secernirten. Das Licht muss hier also irgend einen Einfluss auf Bildung und Ausscheidung osmotisch wirksamer Stoffe haben, ohne bei allen Pflanzen in derselben Weise wirksam zu sein, da die Blätter von Prunus laurocerasus im Dunkeln fortfahren zu secerniren und ebenso die Nektarien in Blüthen von Fritillaria imperialis sich mit Flüssigkeit füllen, wenn die Blüthenknospen im Dunkeln zur Entfaltung kommen. Ebenso dauert die Secretion in den Nektarien der zuletzt genannten Pflanzen in Temperaturen zwischen 1—5° C. fort, obgleich ja zweifellos auf die Ausbildung der Nektarien die Temperatur einen Einfluss haben muss. Wie auch andere äussere (chemische) Eingriffe in einzelnen Fällen Secretion veranlassen, ist schon hinsichtlich Dionaea und anderer fleischverdauender Pflanzen angedeutet worden.

Für manche Wasserausscheidung ist es fraglich, ob sie durch aktive Pressung oder durch osmotische Saugung veranlasst wird. Letztere dürfte indess die Veranlassung zum Hervortreten von Wassertröpfchen an den sporangientragenden Hyphen von Pilobolus

---

1) Auf Bonnier's ziemlich kritiklose Arbeit (Annal. d. scienc. naturell. 1879, VI sér., Bd. 8, p. 1) habe ich keine Veranlassung, hier einzugehen.

2) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1858, Bd. 28, p. 15.

3) Nach Wunschmann l. c. p. 28. Ebenda sind die anders lautenden Angaben von Rumph und Meyen angeführt.

4) Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich 1877, p. 388.

crystallinus abgeben, da, nach Beobachtungen Wilson's, die auf ein Deckglas gebrachten Tröpfchen beim Verdampfen eine relativ ansehnliche Menge kleiner Krystalle anschiessen lassen, und Wassertröpfchen auch noch an solchen Hyphen erscheinen können, welche wegen geringen Turgors bereits umgesunken sind. — Ebenso dürfte die Wasserausscheidung des sogen. Honigthaus eine Folge osmotischer Saugung sein, da die secernirte Flüssigkeit reich an zuckerhaltigen Stoffen ist. Die Ausscheidung kann durch Honigthau so reichlich werden, dass, wie Unger[1]) und Boussingault[2]) an Linden beobachteten, ein feiner Sprühregen zu Boden fällt. So überaus reichliche Wasserausscheidungen wurden auch an der brasilianischen Caesalpinia pluviosa[3]) und Calliandra Saman[4]) beobachtet. Bei letzterer Pflanze scheint nach den Schilderungen Ernst's das abtropfende Wasser aus Nektarien zu stammen.

Abtropfen von Wasser durch Capillarwirkung. Bei manchen Pflanzen kommt ein Abtropfen von Wasser zu Wege, indem sich an der Aussenfläche des Stengels oder des Blattstiels Wasser capillar erhebt, dann längs der Rippen sich auf dem Blatte verbreitet und zumeist an der Blattspitze, seltener an Blattzähnen zum Abtropfen kommt. Dieses von F. Arendt[5]) näher studirte Phänomen entspringt zwar nicht der Thätigkeit der lebendigen Pflanze, muss indess als eine mögliche Quelle von Täuschungen hier erwähnt werden. Bei Leonurus cardiaca, Ballota nigra, Urtica dioica vermag die Capillarwirkung Wassertropfen von den Blättern zum Abtropfen zu bringen, wenn die Flüssigkeit an dem im Wasser stehenden Stengel mehrere Centimeter in die Höhe steigen muss, um die Blattstiele zu erreichen. Bei anderen Pflanzen ist der capillare Auftrieb schwächer und öfters ungenügend, um eine zum Abtropfen führende Wasserbewegung zu verursachen. Wendet man mit Anilinblau gefärbtes Wasser an, so kann man die Vertheilung der Flüssigkeit längs der Blattnerven bequem beobachten.

Kapitel V.

Die Nährstoffe der Pflanze.

Allgemeine Uebersicht.

§ 36. In einer Eizelle, einem Embryo ist nur ein geringer Theil des Materiales vorhanden, dessen eine Pflanze während ihres Lebens bedarf. Alles übrige muss also aus der Umgebung bezogen werden, und wie ansehnlich die aufzunehmenden Stoffmengen sein können, lehrt ein jeder Baum, welcher aus verhältnissmässig winzigem Samen hervorging. Durchgehends gelangt aber das zur Nahrung dienende Material nicht in der Form in den Pflanzenkörper, in welcher es weiterhin in diesem gefunden wird. Denn allgemein gehen im Organismus mehr oder weniger tief greifende Umlagerungen vor sich, durch welche

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 25, p. 450.

2) Agronom., Chimie agricole u. s. w. 1874, Bd. 5, p. 33; vgl. auch Meyen, Neues System d. Pflanzenphysiologie Bd. 2, p. 511. — Von weiterer Lit. über Honigthau nenne ich noch Schlechtendal, Bot. Ztg. 1844, p. 6; Gümbel, Flora 1856, p. 525; Kalander, Botan. Jahresb. 1873, p. 519.

3) De Candolle, Pflanzenphysiologie 1833, Bd. I, p. 225.

4) Ernst, Bot. Ztg. 1876, p. 35.

5) Flora 1843, p. 152.

zahlreiche andere Stoffe, unter diesen auch die zum Aufbau des Körpers nothwendigen, gebildet und ausserdem zum Unterhalt der Lebensthätigkeit nöthige Betriebskräfte gewonnen werden. Aufbauende und zerstörende Stoffwechselprozesse sind in der Pflanze ebenso allgemein thätig und ebenso nothwendig, wie im animalischen Organismus, und die zum Gewinne von Betriebskraft unerlässlichen Umlagerungen bringen es mit sich, dass niemals die Gesammtheit der in die Pflanze eingeführten Stoffe als Baumaterial des Körpers zur Verwendung kommt und nie in einer Pflanze die gesammte Stoffmenge vorhanden ist, welche im Laufe der Entwicklung aufgenommen wurde, da eben in diesem Betriebsstoffwechsel auch gasförmig entweichende Produkte entstehen.

Zur Ernährung und zum Aufbau des Pflanzenkörpers sind gewisse Elementarstoffe absolut unentbehrlich, doch werden auch entbehrliche Elemente in geringer, einige aber auch nicht selten in grösserer Menge im Organismus gefunden. Die nach Entfernung des Vegetationswassers bleibende Trockensubstanz besteht der Regel nach zum weitaus grössten Theil aus verbrennlichen organischen Verbindungen, indess fehlen bestimmte feuerbeständige Elementarstoffe nie, und wie ein Stück Holz beim Verbrennen im Ofen, so hinterlässt ebenso eine jede einzelne Pflanzenzelle, ja jedes Fragment eines Protoplasmakörpers beim Verbrennen eine gewisse, wenn auch oft relativ geringe Menge Asche. In der Pflanze waren nicht nur Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff, sondern im Vereine mit diesen auch feuerbeständige Körper zu organischen Verbindungen vereinigt, doch muss weder die Gesammtheit der erstgenannten Elemente, noch die ganze Menge der Aschenbestandtheile immer in Form organischer Verbindungen in einer Pflanze vorhanden sein. Aus mannigfachen Gründen empfiehlt es sich aber, derzeit die organischen und anorganischen Körper getrennt zu halten, während es unsere Aufgabe ist, die der Pflanze als Nährstoffe zuzuführenden Körper ihrer Qualität und ihrer Herkunft nach zu behandeln. Wir zählen hierbei die Kohlensäure in üblicher Weise zu den anorganischen Körpern.

Die als Nahrung dienenden stickstofffreien organischen Körper werden in die Pflanze entweder in Form organischer Verbindungen von Aussen aufgenommen oder innerhalb der Pflanze aus Kohlensäure und Wasser gebildet. Zu solcher Produktion sind nur chlorophyllführende Pflanzen und diese nur dann befähigt, wenn sie beleuchtet werden. Deshalb können grüne Pflanzen in Wasser oder in ausgeglühtem Quarzsand gedeihen, sofern diesen Nährböden die nöthigen anorganischen Materialien zugesetzt sind, während chlorophyllfreie Pflanzen nur in einem Nährboden fortkommen, welcher auch organisches Nährmaterial zu liefern vermag. Alle Pilze und ebenso andere chlorophyllfreie Pflanzen gewinnen deshalb ihre organische Nahrung entweder als Saprophyten, d. h. aus einem todte organische Stoffe führenden Substrate, oder indem sie als Parasiten in oder auf lebenden Pflanzen oder Thieren vegetiren. Doch gibt es auch Pflanzen, welche einen Theil ihrer Nahrung von Aussen beziehen, während gleichzeitig ein anderer Theil aus Kohlensäure und Wasser producirt wird. In dieser Weise wird von nicht wenigen Pflanzen weiterhin alles organische Material gewonnen, nachdem in früheren Entwicklungsstadien organisches Material von Aussen aufgenommen worden war.

So bedeutungsvoll für die Ernährung der Pflanzen und für den Kreislauf

des Stoffes in der Natur die durch Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser ist, so repräsentirt sie doch in ernährungsphysiologischer Hinsicht nur einen besonderen Modus der Einführung organischer Nahrung in den vegetabilischen Organismus, und es ist wohl zu beachten, dass die Bedeutung und die Verarbeitung der organischen Nährstoffe in prinzipieller Hinsicht dieselbe ist, gleichviel ob diese Stoffe als organische Körper in die Pflanze gelangten oder in dieser aus anorganischen Stoffen geschaffen wurden. In beiden Fällen werden die organischen Nährstoffe fortgeleitet, um oft erst fern von dem Ort der Aufnahme, resp. Bildung weiteren Metamorphosen zu unterliegen, und wie die Wurzel ihre organische Nahrung von den grünen Blättern erhält, so leben auch alle Pflanzen und Thiere auf Kosten der organischen Stoffe, welche in grünen Pflanzentheilen aus Kohlensäure und Wasser geschaffen wurden, da ja in der Natur alle organische Substanz auf diesem Wege entsteht. Die so geschaffenen organischen Stoffe haben aber einen analogen ernährungsphysiologischen Werth, gleichviel, ob sie in der erzeugenden oder in einer anderen Pflanze oder endlich in einem Thiere zur Verwendung kommen. Die Analogie der Ernährung, die im Prinzip gleiche Bedeutung der Nährstoffe und der Nährstoffverarbeitung in Pflanzen und Thieren würde wohl nie verkannt sein, wenn stets beachtet wäre, dass die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser nur einer besondern Art der Nährstoffeinführung in den Organismus entspricht, und dass nur diese Thätigkeit die chlorophyllführenden vor den chlorophyllfreien Pflanzen voraus haben.

Nur bei der Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser werden organische Körper allein aus anorganischen Stoffen geschaffen, denn in allen anderen Fällen, in denen die Elemente anorganischer Körper zur Bildung organischer Stoffe Verwendung finden, entspringen diese immer aus einer Wechselwirkung jener mit schon vorhandener organischer Substanz. Solche Vorgänge spielen sich in der Pflanze überall da ab, wo aufgenommene anorganische Nährstoffe mit organischen Stoffen Vereinigungen eingehen, und dass auch bei solchen Prozessen ausgezeichnete Synthesen vorkommen, lehrt die Entstehung von Eiweissstoffen, zu welcher Salpetersäure oder Ammoniak anorganisches Material liefern. Diese und andere Stoffwechselprozesse gehen aber, entsprechend dem Gesagten, ebensowohl in der chlorophyllführenden, als in der chlorophyllfreien Pflanze vor sich. Uebrigens können Pflanzen, statt mit Salpetersäure oder Ammoniak, mit organischen Stickstoffverbindungen ernährt werden, und in die organische Nahrung von Aussen aufnehmenden Pflanzen werden auch Aschenbestandtheile nicht selten in Form organischer Verbindungen gelangen. Indess ist keine Pflanze bekannt, welche nicht vollkommen gut fortkäme, wenn ihr sämmtliche Aschenbestandtheile als anorganische Salze geboten werden.

Nährstoffe nennen wir im weitesten Sinne des Wortes alle diejenigen Körper, welche geeignet sind, innerhalb der Pflanze eine Verwendung zu finden, und demgemäss dürfen wir auch von entbehrlichen Nährstoffen reden, zu denen u. a. das zwar reichlich in den Aufbau der Pflanze eintretende, indess für das Fortkommen der Pflanze nicht nothwendige Silicium gehört. Eine gewisse Zahl der in den Aschen vorkommenden Elementarstoffe ist für die Pflanze unentbehrlich. Natürlich sind auch die Elemente, aus welchen die organischen Körper-

bestandtheile einer Pflanze wesentlich aufgebaut sind, unentbehrliche Nährstoffe.

Geht der Pflanze die Fähigkeit ab, wie Thiere feste Stoffe zu verschlingen, so leuchtet doch ein, dass hierdurch ein Unterschied in dem Wesen der Ernährung nicht begründet wird, sobald man beachtet, dass vom Magen der Thiere aus nur Gelöstes in das Innere des animalischen Körpers dringt. Wirkungen aber, durch welche im Magen organische Stoffe in gelöste und aufnehmbare Formen übergeführt werden, finden sich bei einer Anzahl Phanerogamen und vielen Pilzen insofern in analoger Weise wieder, als Fermente, z. Th. von ähnlicher Wirkungsweise wie der Magensaft, nach Aussen secernirt und auf diese Weise zur Aufnahme in den vegetabilischen Organismus geeignete Stoffe gebildet werden. Hier geht also in der That eine vorbereitende Aktion ausserhalb der Pflanze, aber in Abhängigkeit von dieser vor sich, welche beim Thiere innerhalb eines dem bestimmten Zwecke angepassten Organes, im Magen, sich vollzieht. Da die Pflanze nur gelöste und wesentlich nur zu Ernährungszwecken verwendbare Stoffe aufnimmt, so fällt natürlich diejenige Ausscheidung von Fäces weg, durch welche die in den thierischen Magen eingeführten unverwendbaren Stoffe entfernt werden. Ausserdem entstehen aber in den Stoffwechselprozessen in Pflanzen, wie in Thieren, Excrete. Dahin gehört die in der Athmung allgemein gebildete Kohlensäure, und von anderen Secretionen animalischer und vegetabilischer Organismen war schon soeben hinsichtlich der Fermente die Rede.

Wie in anderen Funktionen, tritt auch bezüglich der Ernährung in gegliederten Pflanzen eine mehr oder weniger ausgesprochene Arbeitstheilung auf. Es ist dieses ja schon dadurch geboten, dass bei Landpflanzen nur die im festen Substrate befindlichen Theile die Aufnahme von Nahrung aus dem Nährboden vermitteln können, und dass zur Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser nur chlorophyllführende Pflanzentheile befähigt sind. Die gegenseitige Abhängigkeit von Organen und Zellcomplexen, welche sich daraus ergibt, näher auszumalen, wird an dieser Stelle nicht beabsichtigt.

Abschnitt I. **Die Produktion organischer Substanz.**

§ 37. Die Fähigkeit, aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff organische Substanz zu produciren, besitzen nur chlorophyllführende Pflanzen, doch geht in diesen der Prozess der Kohlenstoffassimilation nur so lange vor sich, als Lichtstrahlen die Pflanze treffen. Während dieserhalb durch die Thätigkeit beleuchteter grüner Pflanzen die umgebende Luft oder das umgebende Wasser ärmer an Kohlensäure und reicher an Sauerstoff wird, vollzieht sich im Dunkeln der umgekehrte Gasaustausch, weil nun die allen Pflanzen gemeinsame Athmung ungetrübt zur Geltung kommt. Zwar war diese Athmung auch in grünen Pflanzen während der Beleuchtung im Gange, da aber unter diesen Umständen weit mehr Kohlensäure zersetzt, als durch Athmung gebildet wurde, musste die umgebende Luft natürlich an Sauerstoff bereichert werden. Dieser Erfolg ergibt sich als Resultante aus den beiden gleichzeitigen, übrigens von einander direkt unabhängigen Prozessen, von welchen allein die Athmung in jeder lebensthätigen Zelle ununterbrochen stattfindet, während die Kohlensäurezersetzung nur chlorophyllführenden Zellen zukommt, somit den Wur-

zeln und überhaupt allen des Chlorophyllapparates entbehrenden Pflanzentheilen abgeht. Da ferner die Produktion organischer Substanz im Dunkeln stille steht, mit der Beleuchtung aber gesteigert wird, so muss der durch Kohlenstoffassimilation und Athmung erzielte umgekehrte Gasaustausch bei einem gewissen Helligkeitsgrade gleich ausgiebig sein, und grüne Pflanzen werden in diesem Falle die Zusammensetzung der umgebenden Luft unverändert lassen.

Weil chlorophyllhaltige Pflanzen die zu ihrem Fortkommen nöthige organische Nahrung aus Kohlensäure und Wasser gewinnen, bedürfen sie zumeist der Zufuhr fertig gebildeten organischen Materiales nicht. Deshalb lassen sich auch grüne Pflanzen in ausgeglühtem Sande und in Wasser erziehen, welches keine Spur organischer Körper enthält, wenn solchem Nährboden die ausser Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff für den vegetabilischen Organismus unentbehrlichen Elemente in anorganischer und übrigens geeigneter Verbindung zugesetzt wurden. Mais, Gerste, Buchweizen, Bohne und überhaupt sehr viele Pflanzen gedeihen vortrefflich unter solchen Culturbedingungen, in welchen durchaus die gesammte, das Samengewicht oft mehrhundertfach übersteigende verbrennliche Trockensubstanz der geernteten Pflanze auf die Kohlenstoffassimilation als Ausgangspunkt sich zurückführen muss. Eben dieser Quelle entstammen aber auch die organischen Körperbestandtheile der Bäume, der in Feld und Garten gezogenen Culturpflanzen, welche dem Boden organische Nährstoffe nicht oder sicher in nicht nennenswerther Menge entnehmen. Die eminente Ausgiebigkeit dieser Kohlenstoffassimilation tritt uns aber damit schlagend entgegen, denn nicht nur die ganze Menge organischer Masse, welche in einem Baume vorhanden ist oder mit einer Weizenernte einem Acker entnommen wird, wurde aus Kohlensäure und Wasser durch Arbeit der Sonnenstrahlen producirt, sondern auch dazu noch dasjenige Quantum organischer Substanz, welches durch den Athmungsprozess wieder zerstört wurde. Dazu ging während des Heranwachsens durch Abstossen abgestorbener Theile, so namentlich auch durch den Blattfall perennirender Gewächse, eine erhebliche Menge der producirten organischen Substanz verloren.

Den in Nährlösung oder in mit solcher versetzten ausgeglühtem Quarzsand cultivirten Pflanzen stand als Quelle für den in den organischen Verbindungen angehäuften Kohlenstoff nur die Kohlensäure zu Gebote, welche in der Luft und in Wasser gelöst der Pflanze zugeführt wird. In der That gewinnt denn auch eine in kohlensäurefreier Atmosphäre cultivirte Pflanze keinen Kohlenstoff und verliert von diesem Elemente, hinterlässt also endlich eine verringerte Menge organischer Trockensubstanz, wenn die in der Nacht gebildete Kohlensäure durch Kalilauge absorbirt oder irgendwie der Pflanze entzogen wird. Die reichliche Bindung von Kohlenstoff lehren aber auch alle die Versuche, in denen auf analytischem Wege die Zersetzung der Kohlensäure durch beleuchtete grüne Pflanzen vermittelt wird. Befindet sich z. B. die grüne Pflanze in einem begrenzten Volumen kohlensäurehaltiger Luft, so kann endlich alle Kohlensäure aus diesem verschwunden sein. Gleichviel, ob dieses erreicht oder ob nur ein Theil der gebotenen Kohlensäure zersetzt wurde, in allen Fällen haben bis dahin die analytischen Befunde gelehrt, dass ein der verschwundenen Kohlensäure annähernd gleiches Volumen Sauerstoff gebildet, das Gesammtvolumen des abgesperrten Gasgemenges somit nicht wesentlich verändert wurde.

Andere Gase werden, auch falls sie geboten sind, nicht in diesem Assimilationsprozess verarbeitet, in welchem die organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt wird. Denn da sich auch Wasserstoff in den organischen Nährstoffen der Pflanze findet, als einzige Quelle für dieses Element bei Culturen in Nährlösung Wasser zu Gebote steht, so versteht sich von selbst, dass dieses verarbeitet wird, während in der beleuchteten Pflanze aus Kohlensäure, Wasserstoff und Sauerstoff bestehende Verbindungen ihren Ursprung nehmen. Als erstes wahrnehmbares und unzweifelhaft der Kohlensäurezersetzung entstammendes Produkt tritt der Regel nach Stärke in dem Chlorophyllapparat der Pflanze auf. Doch häufen sich die Stärkekörner im Allgemeinen nicht ansehnlich in den Chlorophyllkörnern an, da jene, resp. aus der Stärke entstehende Produkte fortwandern und so auch den fern von assimilirenden Organen gelegenen Pflanzentheilen das zu ihrem Unterhalt nöthige organische Material zugeführt wird. Deshalb werden aber die Chlorophyllkörner allmählich stärkefrei, wenn die Pflanze unter Bedingungen gehalten wird, in welchen Kohlensäurezersetzung nicht vor sich geht.

Alle bisherigen Erfahrungen haben gelehrt, dass jede chlorophyllführende Pflanze organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser zu produciren vermag, solche Produktionsfähigkeit aber durchaus allen chlorophyllfreien Pflanzen und Pflanzentheilen abgeht. Der grüne, Chlorophyll genannte, durch gewisse chemische und optische Eigenschaften charakterisirte Körper fehlt also nie, wo in einer Pflanze Kohlenstoffassimilation vor sich geht, doch ist zur Vermittlung dieses Prozesses durchaus nicht das isolirte Chlorophyll befähigt, sondern nur da wird organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt, wo lebendiges Protoplasma mit Chlorophyll vereint ist. In solcher Vereinigung findet sich auch stets das Chlorophyll innerhalb der lebenden Pflanze. In den meisten Fällen liegen in dem Protoplasma spärlich oder in grösserer Zahl mehr oder weniger kugelige Körper, die Chlorophyllkörner, welche selbst als Differenzirungsprodukte aus dem Protoplasma entstanden und in protoplasmatischer Grundmasse neben andern Stoffen auch eine verhältnissmässig nur geringe Menge des grün färbenden Chlorophylls enthalten (Fig. 25). Deshalb bleiben die Chlorophyllkörner als differenzirte Körper in dem getödteten Protoplasma erhalten, wenn durch Alkohol, Aether oder andere Lösungsmittel der Chlorophyllfarbstoff extrahirt wird, und unabhängig vom Chlorophyll entstehen beim Keimen von Samen im Dunkeln chlorophyllfreie Körper, welche am Licht ohne wesentliche Formänderung durch den in ihnen sich ausbildenden Chlorophyllfarbstoff ergrünen. Nicht immer ist aber das Chlorophyll auf bestimmte differenzirte Körper beschränkt, denn bei manchen niederen Algen, wie bei Palmellaceen, Protococcaceen, Flechtengonidien, ist der ganze Protoplasmakörper durch Chlorophyll tingirt und in den Schwärmzellen vieler Algen bleibt nur ein unter der Ansatzstelle der Wimpern befindlicher

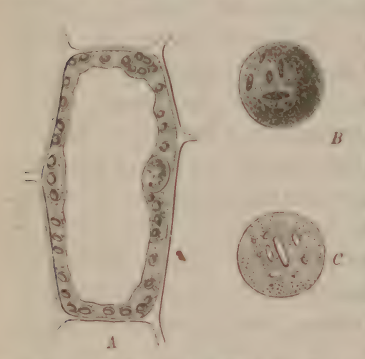


Fig. 25. *A* Zelle aus dem Blatt von Vallisneria spiralis $^{450}/_1$. *B* und *C* Chlorophyllkörner aus Blattzellen von Selaginella Martensii (stark vergr.). *B* ist in Aufsicht, *C* im optischen Medianschnitt gezeichnet. Die im Innern enthaltenen ovalen Körper sind Stärkekörner.

Theil des Protoplasmas frei von dem grünen Farbstoff. Uebrigens sind differenzirte Chlorophyllkörper nicht immer mehr oder weniger abgerundete Chlorophyllkörner, und namentlich finden sich abweichende Gestaltungen in der Gruppe der Conjugaten (Algen), bei denen u. a. spiralige, sternförmige, plattenförmige Chlorophyllkörper vorkommen.

Algen aus der Gruppe der Fucaceae, der Florideae, der Chroococcaceae besitzen zwar einen mehr oder weniger grauen, braunen oder bläulichen Farbenton, doch fehlt bei diesen Kohlensäure zersetzenden Pflanzen das Chlorophyll nicht, vielmehr wird die von der grünen abweichende Färbung der Farbstoffkörper nur durch beigemengte andere Farbstoffe herbeigeführt und durch gewisse Behandlungen lässt sich, wie später mitgetheilt werden soll (§ 45), ein in spektroskopischer Hinsicht mit dem Chlorophyll anderer Pflanzen wesentlich übereinstimmender Körper isoliren. Dagegen fehlt Chlorophyll der Regel nach gelben, blauen und anderen Farbstoffkörpern, welche namentlich in Blüthen sich finden und in analoger Weise wie Chlorophyllkörner aus und in dem Protoplasma entstehen[1]. Diese Farbstoffkörper vermögen aber auch Kohlensäure nicht zu zersetzen, wie gefärbte Blüthen lehren, welche, sofern Chlorophyll ihnen fehlt, gerade so wie ungefärbte Pflanzentheile, im Dunkeln wie am Licht Kohlensäure exhaliren.

Kann schon nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein, dass der Chlorophyllapparat für die Kohlenstoffassimilation unentbehrlich ist, so findet dieses seine weitere Bestätigung noch darin, dass die normalerweise chlorophyllführenden Pflanzen keine Kohlensäure zersetzen, wenn das Chlorophyll nicht zur Ausbildung kam. So war es schon Senebier und Saussure bekannt, dass im Dunkeln erzogene etiolirte Pflanzen sich wie chlorophyllfreie Pflanzen verhalten und erst, indem sie ergrünen, Kohlensäurezersetzung in ihnen beginnt[2]. Ebenso fand ich gleichviel Kohlensäure im Dunkeln wie am Licht gebildet, als ich Maisblätter der Untersuchung unterwarf, in denen sich das Chlorophyll nicht ausgebildet hatte, weil die Pflanze in eisenfreier Nährlösung erzogen worden war. Das Verhalten der etiolirten Keimpflanzen zeigt zugleich, dass die differenzirten Chlorophyllkörper ohne Chlorophyll nicht Kohlensäure bei Beleuchtung zu zersetzen vermögen.

Wie im Näheren der Prozess der Kohlenstoffassimilation verläuft, welche vielleicht mannigfachen molekularen Umlagerungen sich abspielen, bis aus Kohlensäure und Wasser Stärke als Produkt hervorgeht, ist noch völlig unbekannt, und eine tiefergehende Einsicht in dieses dunkle Problem wäre auch nicht gewonnen, wenn nicht Stärke, sondern ein anderer organischer Körper, etwa Oel, als erstes wahrnehmbares Produkt der Assimilation auftreten sollte. Es kann denn auch keine theoretische Spekulation durch erfahrungsgemässe Thatsachen in genügendem Grade gestützt werden, um eine wenigstens wahrscheinliche Theorie zu begründen. In der That ist nicht einmal streng erwiesen, ob bei Vorhandensein differenzirter Chlorophyllkörper in diesen der ganze Prozess der Kohlenstoffassimilation verläuft oder ob irgendwelche Phasen dieses in dem um-

1) Näheres über diese Farbstoffkörper bei Hofmeister, Pflanzenzelle, 1867, p. 376; Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 59; G. Kraus, ebenda 1872, Bd. 8, p. 131.

2) Näheres bei Boussingault, Annal. d. scienc. natur. 1864, V sér., Bd. 1, p. 315, u. ebenda 1869, V sér., Bd. 10, p. 337.

gebenden ungefärbten Protoplasma vor sich gehen. Nur soviel ist sicher, dass unbedingt mindestens ein Theil der molekularen Umlagerungen sich in den Chlorophyllkörnern abspielen muss, da eben ohne diese die Produktion organischer Substanz unterbleibt, und die gebildete Stärke innerhalb des Chlorophylls als wahrnehmbares Produkt auftritt[1]. Die, wie noch zu zeigen, schnelle Entstehung nachweisbarer Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern lehrt übrigens, dass die eventuell verschiedenen Phasen des Assimilationsprozesses schnell durchlaufen werden müssen. Dagegen muss die Rolle, welche gerade dem Chlorophyll zufällt, ganz unbestimmt bleiben, denn da, wenn wir uns streng an das sicher Ermittelte halten wollen, nicht einmal feststeht, ob der Chlorophyll genannte Körper direkt oder indirekt in den Assimilationsprozess eingreift, so ist noch weniger zu sagen, welche aktive Funktion in diesem Prozesse ihm zufällt.

Es ist deshalb auch nicht zu billigen, wenn, wie das mit Vorliebe geschehen, ohne weiteres der ganze Akt der Kohlenstoffassimilation dem ohnehin nur im Verband mit lebendigem Protoplasma wirksamen Chlorophyll zugeschoben wird, und korrekterweise dürfen wir die Produktion organischer Substanz nur als eine Funktion des nach dem färbenden Körper genannten Chlorophyllapparates ansprechen. Eine jede Erklärung des Assimilationsprozesses fordert freilich auch eine Aufhellung der Rolle, welche in jenem Prozesse dem nachweislich unentbehrlichen Chlorophyll zufällt, doch darf nicht vergessen werden, dass möglicherweise in dem funktionsfähigen Chlorophyllapparat andere Körper sich ebenso konstant wie das Chlorophyll vorfinden und dann aus gleichen Gründen wie das Chlorophyll als unentbehrlich für die Kohlensäurezersetzung angesprochen werden müssten, dass endlich auch in anderen Vorgängen die bestimmte Thätigkeit und Reaktionsfähigkeit uns nöthigt, spezifische Eigenschaften lebendiger Protoplasmakörper anzuerkennen, welche wir aus der uns bekannten Struktur und Zusammensetzung nicht zu erklären vermögen.

Historisches. Priestley[2], der Entdecker des Sauerstoffs, erkannte zuerst, dass grüne Pflanzen die durch Athmung der Thiere verdorbene Luft zu verbessern, d. h. an Sauerstoff zu bereichern vermögen, und hiermit beginnt die historische Entwicklung unseres Gegenstandes. Denn in dieser Hinsicht hat die ältere Beobachtung Bonnet's[3], die Abscheidung von Gasblasen seitens unter Wasser befindlicher und beleuchteter Pflanzen, keine Bedeutung, da dieser Forscher als Ursache des Phänomens eine mechanische Abscheidung gelöster Gase, wie solche auch durch todte feste Körper erzielt wird, ansprach. Von Ingenhousz[4] wurde dann weiter festgestellt, dass die Pflanzen nur am Licht die Luft verbessern, im Dunklen aber, wie die Thiere, Kohlensäure ausgeben, indess blieb diesem Forscher verborgen, dass der exhalirte Sauerstoff aus der zersetzten Kohlensäure stammt[5]. Diese Ent-

1) Die erwiesene Assimilationsthätigkeit von Blattfragmenten vermag natürlich hier nichts aufzuklären.

2) Philosophical Transactions, 1772, Bd. 62, p. 168 u. 193 ff. — Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik, 1875, p. 531.

3) Unters. über d. Nutzen d. Blätter, übers. von Arnold, 1762, p. 14. (Das Original erschien 1754.) Solche Gasabscheidung ist wohl auch schon früher bemerkt, so nach Senebier von de la Hire im Jahre 1690.

4) Versuche mit Pflanzen, übers. von Scherr, 1786. (Original 1779.)

5) Die bezüglichen späteren Prioritätsreclamationen von Ingenhousz (Ernährung der Pflanzen, übers. v. Fischer, 1798, p. 75) sind nicht gerechtfertigt, auch wenn man die früher unter dem Einfluss der Phlogistontheorie gewonnenen Anschauungen in die Sprache der modernen Chemie überträgt.

deckung gebührt Senebier[1], welcher schon in seinen ersten und noch bestimmter in späteren Schriften[2] aussprach, dass bei diesem Prozesse aus Kohlensäure und Wasser unter Ausscheidung von Sauerstoff organische, der Pflanze als Nährstoffe dienende Körper gebildet werden. Die Experimente, auf welche Senebier sich stützte, liessen freilich manches zu wünschen übrig und können sich nicht entfernt mit den meisterhaften Untersuchungen Th. de Saussure's[3] messen, durch welche die in dieser historischen Uebersicht bereits genannten Hauptpunkte nicht nur sicher begründet, sondern auch nach verschiedensten Richtungen hin die Kenntniss des Assimilationsprozesses erweitert wurde. Namentlich stellte dieser Forscher auch unzweifelhaft fest, dass in Wasser stehende Pflanzen in kohlensäurehaltiger, nicht aber in kohlensäurefreier Luft organische Substanz gewinnen (l. c. p. 40), denn die bezüglichen Experimente Senebier's[4], welche zu gleichem Zwecke ausgeführt wurden, hatten bei offenbar mangelhafter Ausführung kein durchschlagend beweisendes Resultat ergeben. Dass thatsächlich grüne Pflanzen alle organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser gewinnen können, wurde erst durch andere Forscher erkannt, wie das bei Behandlung der sogen. Humustheorie dargethan werden soll.

Ingenhousz, Senebier und Saussure hatten auch erkannt, dass ungefärbte Pflanzentheile, übrigens auch gefärbte Blüthen, keine Kohlensäure im Licht zersetzen, dagegen fanden Senebier und Saussure, dass solches durch rothgefärbte Laubblätter geschieht (Atriplex hortensis). Die Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, wurde weiterhin für andere rothgefärbte, chlorophyllführende Laubblätter erwiesen[5], von Cloez[6] aber auch gezeigt, dass diese Fähigkeit nur den chlorophyllführenden Theilen zukommt. Als dieser die grünen, gelben und rothen Stellen der Blätter von Amaranthus tricolor von einander trennte und unter gleichen Verhältnissen in kohlensäurehaltigem Wasser dem Sonnenlicht aussetzte, schieden eben nur die chlorophyllführenden Theile Sauerstoff aus. Offenbar unbekannt mit der Existenz des Chlorophylls in den rothen Laubblättern, wagte Saussure nicht, die Kohlenstoffassimilation bestimmt als eine nur den chlorophyllführenden Pflanzen zukommende Eigenschaft anzusprechen, doch hat u. a. Dutrochet dieses entschieden gethan[7]. Dieser, ebenso auch Meyen, unterschieden im Allgemeinen richtig Athmung und Assimilation als zwei ganz ungleichwerthige und von einander direkt unabhängige Prozesse, welche späterhin noch oft genug in grober Weise confundirt wurden, wie im Kapitel Athmung mitgetheilt werden soll.

Conform dem in der Thierphysiologie üblichen Sprachgebrauche werden hier als Assimilation allgemein alle Stoffmetamorphosen bezeichnet, durch welche in den Organismus eingeführte Stoffe in nutzbringende Körper verwandelt werden. In solchem weiteren Sinne wurde u. a. auch von Schleiden[8] die Assimilation genommen, während Sachs[9] diese Bezeichnung auf die Kohlensäurezersetzung beschränkte, welche nach obiger Begriffsbestimmung nur einen speziellen Fall vorstellt und, wo es noth thut, als Kohlenstoffassimilation in nicht misszuverstehender Weise gekennzeichnet werden kann.

Methodisches. Die Entwicklung von sauerstoffhaltiger Luft aus den unter Wasser befindlichen Pflanzentheilen ist seit dem Beginn der Forschungen auf unserem Gebiete zum Nachweis der Kohlensäurezersetzung in Pflanzen angewandt und zur Demonstration wohl geeignet. Bei Anwendung von Wasserpflanzen kann man bei Anwendung der in Fig. 17

---

1) Physikalisch-chemische Abhandlungen etc. (Uebersetzung). 1785, Bd. I, p. 91, 216 u. s. w. Die ersten 3 Bände sind eine Uebersetzung von Senebier, Mémoir. physico-chimiques, 1782, der vierte Band ist Uebersetzung der Schrift Exper. sur l'action d. l. lumière solaire, 1788.

2) Physiologie végétale, 1800, Bd. IV, p. 36, 171.

3) Recherches chimiques sur la végétation, 1804.

4) Physiologie végétale, 1800, IV, p. 37.

5) Durch Corenwinder, Compt. rendus, 1863, Bd. 57, p. 268.

6) Ebenda, p. 834, u. Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV ser., Bd. 20, p. 184. — Ueber die Ursache dieser Blattfärbung vgl. Mohl, Vermischte Schriften, 1845, p. 375 ff., und die citirte Arbeit Hildebrand's.

7) Mémoires etc., Brüssel 1837, p. 186.

8) Grundzüge d. wiss. Botanik, 1845, 2. Aufl., Bd. I, p. 278. — Ebenso von Nägeli, Sitzungsb. d. Münchner Akad. 5. Juli 1879, p. 284.

9) Experimentalphysiologie, 1865, p. 18.

(p. 111) angegebenen Zusammenstellung zeigen, dass sogleich mit der Entziehung des Lichtes der von der Sauerstoffbildung abhängige Blasenstrom aufhört, resp. geschwächt wird, wenn die Beleuchtung nur gedämpft wurde. Auch lässt sich durch Zusatz von Kalk- oder Barytwasser weiter zeigen, dass die Blasenentwicklung von der Anwesenheit absorbirter Kohlensäure abhängig ist (vgl. § 19). Das unter Wasser sich ausscheidende Gas kann man in dem einfachen Apparat Fig. 26 aufsammeln, in welchem der mit Wasser gefüllte Glascylinder *g* mit Pflanzen beschickt ist und die aufsteigenden Gasblasen in dem anfänglich

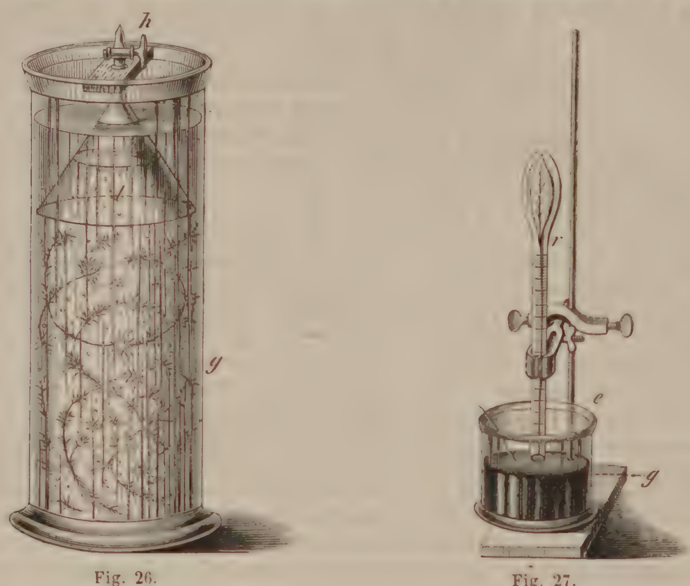


Fig. 26. Fig. 27.

mit Wasser ganz erfüllten Trichter *t* gesammelt werden. Der Sauerstoffreichthum des nach dem Oeffnen des Glashahnes *h* aus enger Oeffnung ausströmenden Gases lässt sich durch das Aufflammen eines glimmenden Hölzchens demonstriren, und ausserdem kann leicht das Gas in andere Gefässe übergefüllt werden. Am besten verwendet man abgeschnittene submerse Pflanzen (Potamogeton, Elodea, Ceratophyllum), doch ist der Versuch auch mit Blättern von Landpflanzen ausführbar.

Analysen der Luft, in welchen Pflanzen exponirt waren, sind auch schon von Ingenhousz und namentlich von Saussure angewandt, um den mit der Assimilation verbundenen Gaswechsel zu ermitteln. Ein zu manchen Untersuchungen geeigneter Apparat wird durch Fig. 27 versinnlicht. In das erweiterte Ende des kalibrirten Rohres *r* wird ein an einem sehr dünnen Eisendraht befestigtes Pflanzenblatt gebracht und dann nach dem Einstellen in Quecksilber (*g*) dieses durch Saugen mittelst eines in das Rohr *r* eingeführten Glasröhrchens oder Kautschukschlauches auf eine gewünschte Höhe gehoben. Darauf wird reine Kohlensäure in das Gasmessrohr *r* geleitet und die zugeführte Menge aus den entsprechenden Ablesungen bestimmt. Nach der Exposition wird das Blatt mit Hülfe des Eisendrahtes aus dem Gasmessrohr entfernt und durch Analyse der Kohlensäure- oder auch der Sauerstoffgehalt ermittelt, aus welchem sich dann weiter die von dem Blatte verarbeitete, resp. producirte Gasmenge ergibt. Da die in einem abgesperrten Luftvolum sich bildende geringe Menge Quecksilberdampf einen entschieden schädlichen Einfluss auf die Pflanze ausübt, so muss, wie das auch schon Saussure that, das absperrende Quecksilber mit einer dünnen Wasserschicht bedeckt werden[1]).

---

1) Näheres Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, 1871, Bd. I, p. 9. Vgl. auch Boussingault, Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 338, über die Schädlichkeit des Quecksilberdampfes.

Die Sauerstoffproduktion lässt sich auch darthun, indem man nach dem Vorgehen Boussingault's[1]) das Blatt einer Landpflanze in eine aus Kohlensäure und Wasserstoff bestehende, durchaus sauerstofffreie Atmosphäre bringt und ganz in der Nähe des Blattes ein Stückchen gelben Phosphors befestigt. Dieser beginnt erst zu rauchen, nachdem dem Licht Zutritt zu der zuvor dunkel gehaltenen Pflanze gestattet wurde.

Mit Chlorophyll ist Fähigkeit zu Kohlenstoffassimilation gegeben. Da die Erfahrungen übereinstimmend ergeben haben, dass alle genügend chlorophyllhaltigen Pflanzen und Pflanzentheile Kohlensäure zersetzen, so bedarf es einzelner Belege hier nicht[2]). Erwähnt sei übrigens, dass auch an Algen mit nichtgrünen Chlorophyllkörpern die sehr ausgiebige Kohlensäurezersetzung im Licht ein jeder Versuch, z. B. mit Tangen oder Florideen, ergibt[3]). Ebenso wird Kohlensäure von Parasiten, sofern sie Chlorophyll besitzen, verarbeitet, wie das für die Mistel leicht zu constatiren ist[4]). Sinkt aber in Pflanzen der Chlorophyllgehalt auf ein zu geringes Maass, so wird trotz der Assimilation die umgebende Luft an Kohlensäure bereichert werden können, wenn, wie das auch bei zu schwacher Beleuchtung zutrifft, durch Athmung eine relativ grössere Menge von Kohlensäure gebildet wird. Immerhin zeigt dann eine geringere Kohlensäurebildung im Licht an, dass in der Pflanze Kohlenstoffassimilation thätig ist, während chlorophyllfreie Pflanzen im Dunklen im Allgemeinen soviel Kohlensäure als am Licht zu bilden pflegen. Der übrigens nur geringe Chlorophyllgehalt[5]) von Neottia nidus avis reicht nach Drude[6]) schon aus, um bei starker Beleuchtung die Assimilation überwiegend zu machen.

Chlorophyll findet sich übrigens auch bei Hydra, Stentor, Bursaria und überhaupt nicht wenigen der niedersten Thiere[7]). Leider sind meines Wissens exakte Untersuchungen darüber, ob diese Thiere auch sämmtlich Kohlensäure am Licht zersetzen, nicht angestellt, doch soll dieses nach P. Geddes[8]) bei Planarien der Fall sein. Ferner ist bei Vortex viridis nach M. Schultze[9]) zur Ausbildung des Chlorophylls, wie bei den Pflanzen, Licht nothwendig, und nach de Negri[10]) soll der grüne Farbstoff aus Elyria viridis in seinen Eigenschaften mit dem Chlorophyll übereinstimmen.

Die Produkte der Kohlenstoffassimilation.

§ 38. Bei der mangelhaften Einsicht in den Prozess der Kohlenstoffassimilation lässt sich, wie schon hervorgehoben wurde, nicht sagen, in welche organische Verbindung die in Kohlensäure und Wasser gebotenen Elemente zunächst übergeführt werden, doch ist soviel gewiss, dass in sehr vielen Pflanzen Stärke als Produkt der Assimilation in dem Chlorophyllapparat auftritt. Da aber gleichzeitig unter normalen Verhältnissen Stärke fortwährend aus den Chlorophyllkörnern hinausgeschafft wird, so kann natürlich nur dann eine nachweisbare Menge sich ansammeln, wenn die Produktion gegenüber der Auswanderung genügend ausgiebig ist. Nehmen wir nun an, es überwiege die Auswanderung und Stärke komme nicht zur Wahrnehmung, wohl aber liesse sich ein aus Stärke entstehender Körper, etwa die Auswanderung vermittelnde Glycose, nachweisen,

1) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 330.

2) Ueber Sauerstoffproduktion niederer Algen vgl. Wöhler, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1843, Bd. 45, p. 206.

3) Solche Versuche schon angestellt von Poiret (nach de Candolle, Physiologie, Bd. II, p. 703) und Daubeny (Philosoph. Transactions, 1836, Pt. I, p. 153).

4) Luck, Annal d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 78, p. 85.

5) Vgl. darüber Wiesner, Flora 1874, p. 73; Jahrb. f. wiss. Botanik 1872, Bd. 8, p. 575.

6) Die Biologie von Monotropa und Neottia 1873, p. 18. (Göttinger Preisschrift.)

7) Vgl. Siebold, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 12, p. 141, auch Greeff, Schultze's Archiv f. mikroskop. Anatomie 1869, Bd. 5, p. 486.

8) Compt. rendus 1878, Bd. 87, p. 1095. 9) Compt. rendus 1852, Bd. 34, p. 683.

10) Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, p. 84.

so müsste dieser Körper als erstes Assimilationsprodukt angesprochen werden, wenn derselbe nachweislich als Funktion der Kohlensäurezersetzung entsteht. Dasselbe würde natürlich auch für Oel oder einen beliebigen andern Körper gelten, der aus der producirten Stärke hervorging, während diese in keinem Augenblick in einer zur Nachweisung genügenden Menge vorhanden war. Thatsächlich spielen sich ja solche Umwandlungen häufig genug im Stoffwechsel der Pflanze ab, in dem aber ebenso oft umgekehrt Stärke aus Glycose oder aus fettem Oel gebildet wird.

Wie aber, falls Glycose oder Oel als Assimilationsprodukt constatirt werden, sich nicht ohne weiteres sagen lässt, ob diese Körper aus Stärke hervorgingen, so wäre es auch umgekehrt möglich, dass die nachweislich producirte Stärke aus Glycose (oder aus Oel) entstand und dieser Körper also dann ein früher entstehendes Glied des Assimilationsprozesses vorstellt, welches schnell durchlaufen, sozusagen übersprungen wird. Welche vielleicht sehr complicirte Kette von Prozessen sich abspielt, ehe ein Kohlehydrat oder sonst ein Körper als Produkt uns entgegentritt, wissen wir überhaupt nicht, soviel geht aber aus obigen Ueberlegungen klar hervor, dass die früheren Phasen des Assimilationsprozesses ganz identisch verlaufen können, wenn auch die nachweisbaren endlichen Produkte gänzlich verschieden sind.

Mustern wir nun die Thatsachen im Lichte obiger Auseinandersetzungen, so ergibt sich die Stärke als ein weit verbreitetes Assimilationsprodukt. In anderen Fällen dürfte ein lösliches Kohlehydrat entstehen (wir werden kurz von Glycose reden), während fettes Oel nur insofern als Assimilationsprodukt aufzutreten scheint, als es durch weitere Metamorphose zunächst erzeugter Kohlehydrate seinen Ursprung nimmt. Aus letzteren gehen ja im Stoffwechsel schliesslich alle die mannigfachen in der Pflanze vorkommenden organischen Körper hervor. Ob Chlorophyll oder das noch zu behandelnde Hypochlorin, in dem gleichen Sinne wie Stärke, direkte Assimilationsprodukte sind, muss dahingestellt bleiben. Sehr unwahrscheinlich ist es aber, dass organische Säuren, wie es Liebig auf Grund theoretischer Erwägungen wollte, den Kohlehydraten vorausgehende Produkte der Assimilation sind.

Dass die Stärke als eine Funktion der Kohlensäurezersetzung entsteht, geht daraus hervor, dass jene aus den Chlorophyllkörnern verschwindet, wenn die Kohlensäurezersetzung verhindert oder stark gehemmt ist, und bald wiederkehrt, wenn günstige Assimilationsbedingungen geboten sind. Sachs[1]) hat dieses zuerst nachgewiesen, indem er Pflanzen aus dem Licht ins Dunkle brachte, resp. umgekehrt behandelte. Wurden Topfpflanzen von Tropaeolum majus, Geranium peltatum, Nicotiana tabacum u. a. ins Finstere gebracht, so war sicher in einigen Tagen, unter günstigen Verhältnissen wohl schon in weniger als 24 Stunden, die zuvor reichlich vorhandene Stärkemenge aus den chlorophyllführenden Parenchymzellen der Blätter verschwunden, im Lichte aber trat in den entstärkten Chlorophyllkörnern nach ein oder einigen Tagen wieder Stärke auf. Blieb die Pflanze am Licht und wurden einzelne Stellen des Blattes durch Umhüllung mit schwarzem Papier verdunkelt, so beschränkte sich, wie Versuche mit einer Begonia lehrten, das Verschwinden der Stärke auf die dem Lichte

1) Sachs, Bot. Ztg. 1864, p. 289.

entzogenen Stellen. Zu gleichen Resultaten führten die von Sachs[1]) schon früher ausgeführten Experimente, welche mit Keimpflanzen angestellt wurden, die im Dunklen, resp. im stark diffusen Licht erzogen worden waren.

Ebenso verschwindet die Stärke aus den Chlorophyllkörnern, wenn die Pflanze zwar beleuchtet, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre gehalten wird (Fig. 28). Von Godlewski[2]) ist dieses an Keimpflanzen von Raphanus sativus, von mir[3]) an solchen von Lupinus luteus und von Morgen[4]) an Kressenpflänzchen beobachtet. Diese Experimente sind noch entscheidender als die Verdunklungsversuche, da eben hier die producirte Stärke in unzweifelhafter Weise als Funktion der Kohlensäurezersetzung auftritt, während in den Verdunklungsversuchen die Stärke immerhin aus schon vorhandenen organischen Stoffen in Folge eines durch Licht eingeleiteten Stoffwechsels entstehen könnte, ein Einwand, welcher auch von Böhm faktisch erhoben wurde. Wir werden auf diesen Einwand unten zurückkommen und dann auch einige das Methodische betreffende Angaben mittheilen. Uebrigens ist einleuchtend, dass der in kohlensäurefreier Luft gehaltenen Pflanze immer noch ein Theil der durch Athmung gebildeten Kohlensäure zur Verfügung stand, welche indess zu einer merkliche Stärkebildung erzielenden Assimilationsthätigkeit nicht ausreichte. Ob nebenbei Beleuchtung das Auswandern der Stärke aus den Chlorophyllkörnern beschleunigt, muss dahin gestellt bleiben, jedenfalls ist aber Licht kein Hinderniss für die Fortschaffung der producirten Stärke.



Fig. 28. Apparat zu Culturversuchen in kohlensäurefreier Luft. Die Glasglocke *n* ist luftdicht der abgeschliffenen Glasplatte *r* aufgepasst. Das dem Tubulus angepasste Glasrohr *g* enthält mit Kalilauge getränkte Bimssteinstücke, um die in die Glocke tretende Luft von Kohlensäure zu befreien. Die in der Porzellanschale *s* befindliche Kalilauge hat ferner die durch Athmung der Pflanze und aus dem Boden des Topfes *t* entstehende Kohlensäure zu absorbiren. Die Porzellanschale *p* hat einmal eventuell aus *g* abtropfende Kalilauge aufzufangen und kann zur Aufnahme von Chlorcalcium dienen, wenn die Luft in der Glocke nicht dampfgesättigt sein soll.

Die Kette molekularer Umlagerungen, welche zur Stärkebildung führen, muss im Assimilationsprozess schnell durchlaufen werden. Denn G. Kraus[5]) konnte, als er im Dunklen entstärkte Pflanzen der Sonne aussetzte, in den Chlorophyllbändern von Spirogyra schon nach 5 Minuten, in den Chlorophyllkörnern von Funaria und Elodea freilich erst nach $1^1/_2$—2 Stunden Stärke nachweisen. Die letztgenannten Pflanzen enthielten bei Exposition im diffusen Licht nach 4—6 Stunden, Spirogyra, Lepidium und Betula schon nach 2 Stunden eine eben nachweisbare Stärkemenge. Es muss hiernach nicht unwahrscheinlich dünken, dass fast sogleich nach begonnener Kohlensäurezersetzung die ersten Stärkemoleküle erzeugt sind.

Als unzweifelhaftes Produkt der Kohlensäurezersetzung wird weiter noch

---

1) Bot. Ztg. 1862, p. 368. 2) Flora 1873, p. 382.
3) Monatsb. d. Berliner Akad. 1873, p. 784. 4) Bot. Ztg. 1877, p. 553.
5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 511. Derartige Versuche mit Spirogyra wurden schon früher angestellt von Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 34.

diese Stärkeproduktion dadurch gekennzeichnet, dass unter sonst gleichen Bedingungen schneller Stärke auftritt, wenn die Pflanze in kohlensäurereicherer Luft gehalten wird, in welcher eben mehr Kohlensäure als in gewöhnlicher Luft zersetzt wird. So fand Godlewski [1]) bei Versuchen mit entstärkten Keimpflanzen von Raphanus sativus schon nach $^{1}/_{4}$ Stunde Stärke in dem Chlorophyll aller Zellen der Cotyledonen der Pflanzen, welche in eine 8 Proc. Kohlensäure enthaltende Luft gebracht waren, während die in gewöhnlicher Luft gleichzeitig derselben intensiven Beleuchtung ausgesetzten Controlpflanzen erst nach 1 Stunde eine ungefähr gleiche Stärkemenge enthielten. Dass bei ausgiebiger Assimilation ein nicht unansehnliches Quantum Stärke entsteht, falls aller Kohlenstoff der verarbeiteten Kohlensäure zu deren Bildung verwandt wird, lässt sich aus den bezüglichen gasometrischen Versuchen entnehmen. So würde ein Blatt von Glyceria spectabilis [2]), welches in kohlensäurereicherer Luft pro qcm Fläche in 1 Stunde 0,012 ccm Kohlensäure verarbeitete, aus dieser 0,00174 gr Stärke gebildet haben. Es ist deshalb auch begreiflich, dass bei Verwendung einer grösseren Anzahl Keimpflanzen G. Kraus (l. c. schon nach einigen Stunden eine, wenn auch sehr geringe, Zunahme der Trockensubstanz in den beleuchteten Pflanzen finden konnte [3]).

Zu Gunsten der Entstehung von Kohlehydraten als Produkte der Assimilation spricht auch, dass nach zahlreichen, insbesondere von Boussingault angestellten Versuchen dem Volumen nach annähernd ebensoviel Sauerstoff entsteht, als Kohlensäure verarbeitet wird, und dieserhalb das Gesammtvolumen des die Pflanze umgebenden Gasgemenges ziemlich unverändert bleibt. Einem solchen Gaswechsel, in welchem ebensoviel Sauerstoff frei wird, als in der Kohlensäure enthalten ist, würde aber eine glatte Entstehung von Stärke oder anderen Kohlehydraten entsprechen ($12\,CO^2 + 10\,H^2O = O^{24} + C^{12}H^{20}O^{10}$ Stärke]), während bei Bildung eines sauerstoffärmeren Körpers mehr Sauerstoff in Freiheit treten und demgemäss das abgesperrte Gasvolumen vergrössert werden müsste. Diese Vergrösserung würde bei Bildung von Fetten nicht unerheblich ausfallen, da sie z. B. bei Entstehung von Triolein nahezu $^{1}/_{3}$ des Volumens der zersetzten Kohlensäure betragen müsste. Diese experimentellen Erfahrungen sprechen also sehr zu Gunsten der Produktion von Kohlehydraten, sind indess nicht unbedingt beweisend, da natürlich solche Volumgleichheit durch irgendwelche compensirende Prozesse erzielt werden könnte, wenn auch in dem Assimilationsprozess selbst die Ausgabe einer gösseren Menge von Sauerstoff angestrebt wurde. Durch den immer thätigen Athmungsgaswechsel wird natürlich die Volumgleichheit nicht gestört, so lange ein dem aufgenommenen Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet wird. Dieses ist in der That gewöhnlich, insbesondere auch nachgewiesenermaassen bei Pflanzen der Fall, für welche der mit der Assimilation verbundene Gasaustausch bestimmt wurde, obgleich es thatsächlich Ausnahmen, z. B. bei der Keimung fetthaltiger Samen, gibt (§ 69).

Constanz des Gesammtvolumens, in welchem Pflanzenblätter assimilirten, ergab sich auch in ausgedehnten Versuchen Holle's [4]) für Strelitzia reginae und

---

1) Flora 1873, p. 378.
2) Godlewski, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 349.
3) Derartige Versuche sind auch angestellt von Morgen l. c. 4) Flora 1877, p. 133.

ebenso in einigen Experimenten Godlewski's[1]) mit Musa sapientium, Pflanzen, in deren Chlorophyllkörnern nach Briosi[2]) Stärke fehlen und das sich findende fette Oel das wahrscheinliche Assimilationsprodukt sein sollte. Diese Ansicht muss aber nicht nur hiernach aufgegeben werden, sondern auch ferner, weil das Oel in den Chlorophyllkörnern von Strelitzia nicht merklich an Masse abnahm, als Holle bei hoher Sommertemperatur die Blätter einige Tage und selbst bis zu 10 Tagen dunkel hielt. Weiter fand Godlewski, dass in den Chlorophyllkörnern, sowohl bei Strelitzia, als auch bei verschiedenen Arten des Genus Musa, thatsächlich Stärke auftrat, wenn günstige Assimilationsbedingungen geboten waren. Wurden die Blätter in einer 6 bis 8 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft insolirt, so konnte schon nach 3 bis 4 Stunden Stärke in den zuvor im Dunklen entstärkten Chlorophyllkörnern nachgewiesen werden, doch bildete sich solche in freilich geringerer Menge und erst nach längerer Zeit in Blättern, welche in gewöhnlicher Luft besonnt wurden. Offenbar wandert hier die Stärke sehr schnell aus, und es scheint, dass Glycose (d. h. ein Kupferoxyd reducirendes Kohlehydrat) zunächst gebildet wird, da Holle (l. c. p. 166) bei Strelitzia Glycose mikrochemisch in den Zellen des Blattes nachweisen konnte, nachdem dieses zuvor lebhaft assimilirt hatte. Das übrigens allgemein zur Constitution der Chlorophyllkörner gehörige fette Oel können wir also auch in diesem Falle nicht in gleichem Sinne wie die Stärke als direktes Produkt der Assimilation ansprechen, und zur Zeit ist überhaupt kein Fall bekannt, welcher besonders zu Gunsten direkter Entstehung von Oel spräche. Es gilt dieses auch hinsichtlich Vaucheria sessilis, in welcher zwar nach Borodin[3]) Oeltropfen reichlichst und nachweislich in Abhängigkeit von der Kohlenstoffassimilation in dem Protoplasma auftreten, jedoch eine Bildung aus producirten Kohlehydraten um so weniger ausgeschlossen ist, als die Entstehung des Oeles innerhalb der Chlorophyllkörner nicht nachgewiesen werden konnte. Das Fehlen der Stärke bei genannter Pflanze kann nicht besonders ins Gewicht fallen; übrigens wird in einigen anderen Arten dieses Genus (Vaucheria tuberosa und sericea) nach Walz[4]) Stärke gefunden.

Ob in den Chlorophyllkörnern von Allium cepa, welche Sachs[5]) (ausgenommen die in der Gefässbündelscheide) frei von Stärke fand, in analoger Weise wie bei Musaceen mit sehr gesteigerter Assimilation Stärke auftritt, müssen Untersuchungen entscheiden, und diese Fragen sind auch noch offen für die Chlorophyllkörner von Asphodelus luteus, Allium fistulosum, Orchis militaris, Lactuca sativa, denen nach Böhm[6]) Stärke fehlt[7]). Wie bei Strelitzia wurde auch bei Allium cepa Glycose in den Zellen gefunden und ist vielleicht, was die mikrochemischen Methoden nicht so leicht zu entscheiden gestatten, in den Chlorophyllkörnern vorhanden, in denen ohnehin ja zur Vermittlung der Stärke-

1) Flora 1877, p. 216. 2) Bot. Ztg. 1873, p. 529. 3) Ebenda 1878, p. 498.

4) Jahrb. für wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 129.

5) Experimentalphysiologie 1865, p. 326.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 500.

7) In den Chlorophyllkörnern des Weinstockes, welchen nach Briosi (Bot. Ztg. 1876, p. 799) Stärke fehlt, findet sich solche nach Müller-Thurgau (Bericht des Weinbau-Congresses in Coblenz 1879).

auswanderung ein lösliches Kohlehydrat sich bilden dürfte[1]. Auf Grund der empirischen Erfahrungen würden wir demgemäss, wo Stärkebildung unterblieb, Glycose als erstes Assimilationsprodukt ansprechen müssen, und die Ausscheidung von Stärke bei starker Produktion würde als eine Folge der Anhäufung löslicher Kohlehydrate, vergleichbar einem Auskrystallisiren aus gesättigter Lösung, anzusprechen sein. Wollen wir dieses verallgemeinern, also zunächst ein lösliches Kohlehydrat im Assimilationsprozess entstehen lassen, so steht dieses mit keinen Thatsachen in Widerspruch, und einleuchtend ist der Vortheil, welchen Ausscheidung in fester Form bei ausgiebiger Produktion hat, da ja bekanntlich der Fortgang vieler Prozesse gehemmt wird, wenn lösliche Produkte sich ansammeln.

In jüngster Zeit ist von Pringsheim[2] als erstes Produkt der Kohlenstoffassimilation ein mit den Namen Hypochlorin oder Hypochromyl belegter, wahrscheinlich den ätherischen Oelen angehöriger Körper, angesprochen worden, welcher sich, mit fettem Oel gemischt[3], in grünen Chlorophyllkörnern findet. Das Hypochlorin ist in dieser Oelflüssigkeit gelöst, welche das festere Gerüst der Chlorophyllkörner (wahrscheinlich protoplasmatischer Natur) durchtränkt und die Maschen in demselben ausfüllt. Verschiedene die Struktur zerstörende Eingriffe bewirken, dass diese ölartige Mischung sich in Tropfenform absondert, so Einwirkung von Salzsäure, Erhitzen in Wasser, längeres Liegen in Chlorcalciumlösung. Bei Anwendung von Salzsäure erscheinen nach wenigen Stunden oder auch erst nach längerer Zeit ölartige Tropfen, namentlich an der Peripherie der Chlorophyllkörner, auch ausserhalb derselben, aus welchen dann mehr oder weniger krystallinisch erscheinende Körper anschiessen, deren Aussehen bei schöner Ausbildung am meisten an die beim Erstarren von Oelen entstehenden Nadeln erinnert. Speziell der erstarrende Körper ist nun nach unserem Autor das zuvor mit Oel gemischte und durch das gelöste Chlorophyll gefärbte Hypochlorin. Als einen flüchtigen Körper spricht Pringsheim das Hypochlorin an, weil beim Erhitzen mit Wasser nicht erstarrende Oeltropfen sich bilden und mit den Wasserdämpfen ein Körper in geringer Menge destillirt, der aus ätherischer Lösung sich in einer dem Hypochlorin ähnlichen Gestaltung abscheidet.

Mit dem Hypochlorin wird ein vom fetten Oel zwar qualitativ verschiedener, jedoch wie dieses wohl jedenfalls, gegenüber Kohlehydraten, sauerstoffärmerer Körper als erstes wahrnehmbares Assimilationsprodukt angenommen. Der vorhin hervorgehobene Gaswechsel spricht deshalb auch nicht zu Gunsten des Hypochlorins, für welches sich auch nicht, wie für Stärke, demonstriren

---

1) Dieses ist offenbar die normale Auswanderung, doch kommt es unter Umständen auch vor, dass ein Stärkekorn als solches aus dem Chlorophyllkorn in das Protoplasma übergeht. Vgl. Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 398.

2) Untersuchungen über das Chlorophyll. III. Abth.: Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze, u. IV. Abth.: Ueber das Hypochlorin und die Bedingungen seiner Entstehung in der Pflanze. Separatabdr. aus d. Monatsb. d. Berliner Akad. Juli u. Nov. 1879. Abth. III abgedruckt in Bot. Ztg. 1879, p. 789.

3) Fettes Oel, welches von Nägeli (Stärkekörner 1858, p. 400) in Chlorophyllkörnern von Cactusgewächsen, von Briosi (l. c.) bei Musaceen nachgewiesen wurde, gehört also zur Constitution der Chlorophyllkörner. — Uebrigens hat Mulder (Versuch einer physiolog. Chemie 1844—51, p. 274 u. a.) wachsartige Körper als stetige Begleiter des Chlorophylls angesehen.

lässt, dass es als Funktion der Kohlensäurezersetzung ins Leben tritt. Wenigstens verloren in einem von Dr. Hilburg in Tübingen angestellten Versuche in kohlensäurefreier Luft, aber am Lichte gehaltene Topfpflanzen von Funaria hygrometrica schnell die reichlich vorhandene Stärke, während noch nach einigen Tagen anscheinend ebensoviel Hypochlorin wie zuvor durch Salzsäure in den Blattzellen ausgeschieden wurde. Ein Produkt der Kohlenstoffassimilation muss aber, um der Pflanze als Nährstoff dienstbar zu werden, von seinem Bildungsheerde wegwandern, und diese Eigenschaft kommt dem Hypochlorin auch im Dunklen nicht in auffallender Weise zu, da es sich im Gegentheil nach Pringsheim (l. c. III, p. 14) bei Lichtabschluss längere Zeit in den Chlorophyllkörnern erhält. Hiernach muss ich das Hypochlorin, so gut wie das Chlorophyll, als einen zur Constitution des Chlorophyllkorns gehörigen Körper ansprechen. Auch wenn Chlorophyll, Hypochlorin oder sonst ein bei der Kohlensäurezersetzung aktiv betheiligter Körper dauernd gewisse molekulare Umlagerungen erfahren sollte, werden wir diesen doch nicht als das nach empirischer Erfahrung erste Produkt der Assimilation bezeichnen können; an die unmittelbare Erfahrung halten wir uns aber, wie eingangs bemerkt, zunächst in unserer Frage.

In Pringsheim's Schriften finde ich keine Thatsachen angeführt, welche ich zu Gunsten einer anderen als der obigen Auffassung verwenden könnte. Die Eigenschaft, bei den im Dunklen nicht ergrünenden Pflanzen nur im Lichte, bei den Keimpflanzen von Coniferen aber auch im Dunklen zu entstehen, theilt das Hypochlorin mit dem Chlorophyll, und später als dieses tritt jenes auch bei den Coniferenkeimlingen auf, während doch im Dunklen die Kohlensäurezersetzung nicht stattfindet (Pringsheim, l. c. IV, p. 17). Wie das Chlorophyll, wird auch das Hypochlorin, dieses jedoch leichter, bei intensiver Beleuchtung, sofern Sauerstoff zugegen ist, zerstört, doch wüsste ich aus diesem Verhalten, das, falls eine Verbrennung stattfindet, gerade einen der Kohlenstoffassimilation entgegengesetzten Prozess vorstellt, weder für das Chlorophyll, noch für das Hypochlorin einen bestimmten Schluss zu ziehen. Wichtiger ist in unserer Frage, dass, wie Pringsheim bemerkte (l. c. III, p. 14), gleichzeitig Stärke zunimmt, während bei intensiver Beleuchtung Hypochlorin sich vermindert. Indess kann ich aus der vorläufigen Mittheilung keinen Nachweis entnehmen, ob die Stärke nicht etwa durch eine mit der gesteigerten Beleuchtung zunehmende Kohlensäurezersetzung, unabhängig vom Hypochlorin, gebildet wurde, welches daneben, weil im Licht zerstörbar, partiell verschwand. In diesen Andeutungen liegen aber zugleich Fingerzeige, wie auf experimentellem Wege unseren Fragen wohl näher getreten werden kann.

Als das zunächst entstehende Produkt der Kohlenstoffassimilation wurde die Stärke von Sachs (1862) angesprochen, der in den schon citirten Abhandlungen auch deren Entstehung als Funktion der Kohlensäurezersetzung darthat. Die weite Verbreitung von Stärke in den Chlorophyllkörnern, ebenso deren allmähliche Entstehung in diesen hatten freilich Mohl[1] und Nägeli[2] dargethan, welche die Stärke auch als secundär im Chlorophyllkorn gebildet ansahen, ohne jedoch dieselbe bestimmt in direkte genetische Beziehung zur Kohlenstoffassimilation zu bringen; auch Mohl[3] that dieses nicht, während er Kohlehydrate

1) Vermischte Schriften 1845, p. 355; Bot. Ztg. 1855, p. 115.
2) Die Stärkekörner 1858, p. 398.
3) Grundzüge d. Anat. u. Physiol. 1851, p. 45.

als die wahrscheinlichsten Produkte der Assimilation erklärte. Bei älteren Autoren taucht die Frage nach den zuerst entstehenden Produkten überhaupt nicht präcis auf, und so stützt sich z. B. Senebier[1]) einfach auf das Vorkommen in der Pflanze, wenn er Gummi, Harz, Oel, organische Säuren durch den Prozess der Kohlenstoffassimilation entstehende Produkte nennt.

Wo Stärke in dem Chlorophyllkorn sich ausbildet, tritt sie in diesem oder ebenso in dem grüngefärbten Protoplasmakörper der Palmellaceen, wie von Nägeli[2] verfolgt wurde, in Form winziger glänzender Punkte auf, welche allmählich zu mehr oder weniger ansehnlichen Stärkekörnern heranwachsen. Indess ist nicht alle in Chlorophyllkörnern sich findende Stärke innerhalb dieser entstanden, da jene nicht selten um praeexistirende Stärkekörner sich ausbilden. Diese Entstehung, welche von Mohl[3] bereits constatirt wurde, ist nach den Erfahrungen verschiedener Forscher weiter verbreitet, und nach den Untersuchungen Mikosch's[4] ist es Regel, dass in jungen stärkeführenden Organen die Chlorophyllkörner durch Umhüllung eines Stärkekornes mit grüner, resp. gelber plasmatischer Masse gebildet werden, während sie, da wo Stärke fehlt, durch eine entsprechende Differenzirung des Protoplasmas sich ausbilden. Uebrigens verschwindet gewöhnlich die umhüllte Stärke nach einiger Zeit, und die Chlorophyllkörner functioniren dann, gleichviel wie entstanden, in derselben Weise bei der Kohlensäurezersetzung.

Sollte nun in konkreten Fällen Stärke unabhängig von der Kohlenstoffassimilation in präformirten Chlorophyllkörnern entstehen, so wird sie deshalb doch nach wie vor Produkt dieser Assimilation überall da sein, wo ihre Entstehung als Funktion der Kohlensäurezersetzung sich in zweifelloser Weise darthun lässt. So folgert Böhm freilich nicht, der, weil er den Nachweis geführt zu haben glaubt, dass Stärke an den Chlorophyllkörnern der Primordialblätter der Feuerbohne auch durch Stoffmetamorphose zugeleiteter organischer Baustoffe ihren Ursprung nehme, diesen Körper überhaupt als ein durch diesen Prozess der Kohlenstoffassimilation entstehendes Produkt beseitigt zu haben glaubt. Obgleich es nun durchaus nicht überraschen könnte, wenn ein so häufig im Stoffwechsel gebildeter Körper auch in den aus dem Protoplasma differenzirten Chlorophyllkörnern aus Glycose, Oel oder sonstigen plastischen Stoffen seinen Ursprung nähme, obgleich wir ferner Beispiele kennen, dass durch Licht Stoffmetamorphosen, auch mit Stärkebildung verbundene, angeregt oder in andere Bahnen gelenkt werden, so fehlen doch bis dahin sichere Beweise für eine derartige, von der Kohlenstoffassimilation direkt unabhängige Entstehung von Stärke in den Chlorophyllkörnern. Denn in Böhm's Arbeit[5], welche eine derartige Stärkebildung wieder behauptet, nachdem dieselbe zuvor theilweise widerrufen und in früheren Mittheilungen die beim Bildungsprozess durch Umhüllung in Chlorophyllkörner eingeschlossenen Stärkekörner in unbegreiflicher Weise mit autochthon entstandenen confundirt worden waren[6], ist eine zum Beweise genügende kritische Versuchsanstellung nicht zu finden. Einer eingehenden Kritik kann ich an dieser Stelle die Versuche und die Schlussfolgerungen Böhm's nicht unterziehen.

Die Existenz kleiner Stärkemengen in den Chlorophyllkörnern kann oft nicht durch unmittelbare Betrachtung oder einfachen Zusatz von Jodlösung wahrgenommen werden. Genaue Resultate erhält man aber, indem man, nach der von Böhm[7] eingeschlagenen und von Sachs[8] verbesserten Methode, Blattstücke u. dgl. in Alkohol liegend bis zur Entfärbung der Sonne exponirt, dann einige Stunden oder auch einen Tag in mässig verdünnte Kalilauge bringt, darauf mit Essigsäure ansäuert und mit Jodlösung prüft. Eine Behand-

---

1) Physiologie végétale 1800, Bd. 4, p. 171. — Aehnlich Davy, Elements of Agricultural chemistry 1821, III. Aufl., p. 205 u. 214.

2) Die Stärkekörner 1858, p. 398. 3) Bot. Ztg. 1855, p. 115.

4) Unters. über die Entstehung d. Chlorophyllkörner. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1878, Bd. 78, Abth. I. — Die übrige Literatur ist hier citirt.

5) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 124.

6) Ueber Stärkebildung in den Keimblättern d. Kresse u. s. w. Separatabdr. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1874, Bd. 69, Abth. I, und Ueber Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern, ebenda 1876, Bd. 73, Abth. I. (Separatabz.)

7) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1857, Bd. 22, p. 500. 8) Flora 1862, p. 166.

lung mit Kalilauge vor dem Einlegen in Alkohol habe ich vielfach noch vortheilhafter gefunden. Auch durch direkte Anwendung von Chlorzinkjodlösung konnte Mikosch (l. c. p. 16) gute Resultate erhalten.

Relation der Gasvolumina. Nach den ausgedehnten Untersuchungen Boussingault's wird bei der Kohlenstoffassimilation durchgehends ein der verarbeiteten Kohlensäure annähernd gleiches Volumen Sauerstoff gebildet, doch sind die Abweichungen von genauer Aequivalenz immerhin zu ansehnlich, um sie auf Fehlerquellen schieben zu können, welche bei diesem ausgezeichneten Experimentator jedenfalls auf ein Minimum eingeschränkt waren. In der einen Versuchsreihe[1] wurden Blätter von Land- oder Wasserpflanzen in einem geschlossenen Ballon in kohlensäurehaltiges Wasser gebracht, der Sonne exponirt, dann durch Kochen alles Gas ausgetrieben und aufgesammelt. Die analytischen Befunde gaben dann die gewünschten Daten, da der Gasgehalt des angewandten Wassers bekannt und ebenso die in den Blättern eingeschlossenen Gase an den Versuchsobjekten gleichartigem Materiale ermittelt worden waren. Aus den 41 einzelnen Versuchen ergab sich, dass im Mittel für 100 Volumina Kohlensäure 98,75 Volumina Sauerstoff erschienen waren (Tabelle l. c. p. 378); die extremen Differenzen beliefen sich auf einen Ueberschuss von 5 Procent und ein Deficit von 11,3 Procent Sauerstoff. Zu ähnlichen Resultaten führen auch die mit Blättern von Landpflanzen in einem abgeschlossenen Gasgemenge von Boussingault[2] ausgeführten Versuche.

In den Experimenten mit gashaltigem Wasser würden die Differenzen wohl noch etwas geringer ausfallen, wenn nicht ein kleiner analytischer Fehler durch Anwendung von Pyrogallussäure als Absorptionsmittel für Sauerstoff in Betracht käme, indem hierbei unter Umständen ein klein wenig Kohlenoxyd und Kohlenwasserstoff entstehen kann[3]. Auf diese Fehlerquellen fällt das Minimum von Kohlenwasserstoffen, welches Boussingault in den erstgenannten Versuchen fand, und spezielle Untersuchungen von Cloez[4] und namentlich von Corenwinder[5] haben denn auch gezeigt, dass in assimilirenden und gesunden Pflanzen weder ein flüchtiger Kohlenwasserstoff noch Kohlenoxyd entsteht. Ueberhaupt ist als Produkt der Assimilationsthätigkeit nur Sauerstoff von gasartigen Körpern bekannt, denn ein Auftreten von Stickgas, dessen Entstehung Saussure[6] annahm, hat sich durch Boussingault's Experimente nicht bewahrheitet. Wenigstens können die in den Versuchen mit lufthaltigem Wasser gefundenen kleinen Differenzen unvermeidlichen Fehlerquellen entstammen, und vielleicht war ein Theil des nicht absorbirten und als Stickstoff aufgeführten Gasrückstandes Kohlenoxydgas. Das von Saussure gefundene Stickgas muss also entweder als solches in den Pflanzen vorhanden gewesen sein oder der Befund wurde durch analytische Fehler herbeigeführt, welche bei dem damaligen Zustand der Gasanalyse sehr verzeihlich sein würden. Auf in der Pflanze enthaltenes Stickgas führt sich ebenfalls der Stickstoff zurück, welcher sich in den von beleuchteten Wasserpflanzen ausgeschiedenen Gasen auch dann findet, wenn das Wasser stickstofffrei und der Zutritt der Luft abgeschlossen ist. Die Versuche von Cloez und Gratiolet[7] zeigen dem entsprechend, dass mit fortdauernder Gasabscheidung der Stickstoffgehalt in dem Gase mehr und mehr abnimmt.

Aus Obigem ergibt sich ohne weiteres, dass auch das Gesammtvolumen eines Gasgemenges, in welchem Pflanzen Kohlensäure zersetzen, annähernd constant bleibt, wie das thatsächlich die Experimente Boussingault's (l. c.), Pfeffer's[8], Godlewski's[9], Holle's[10] u. A.

---

1) Agronom., Chimie agricole etc. 1864, Bd. 3, p. 266. Auch Annal. d. chimie et de phys. 1862, III sér., Bd. 66, p. 385.

2) Agronomie etc. 1868, Bd. IV, p. 267 (Tabelle p. 286). Auch Annal. d. chim. et d. phys. 1868, IV sér., Bd. 13, p. 282.

3) Boussingault in Fresenius' Zeitschrift für analyt. Chemie 1864, Bd. 3, p. 347; vgl. ebenda Poleck 1869, Bd. 7, p. 451.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1863, IV sér., Bd. 20, p. 180.

5) Compt. rend. 1865, Bd. 60, p. 120. 6) Rech. chimiqu. 1804, p. 42.

7) Annal. d. chim. et d. phys. 1851, III sér., Bd. 32, p. 57. Vgl. auch Boussingault, Agronomie etc. 1864, Bd. 3, p. 271.

8) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 36.

9) Ebenda 1873, I, Heft 3, p. 343. 10) Flora 1877, p. 187.

zeigen. Absolute Constanz ist freilich nicht immer zu erwarten, und es ist wohl möglich, dass für bestimmte Fälle ansehnlichere Schwankungen als die bisher beobachteten gefunden werden. Denn in dem Gasaustausch kommt nicht die Kohlenstoffassimilation allein, sondern ein jeder Gase liefernder oder verbrauchender Prozess zum Ausdruck, und bekannt ist u. a., wie beim Keimen ölhaltiger Samen durch Bindung von Sauerstoff das Volumen abnimmt. Auch durch andere Vorgänge, z. B. durch die in intensivem Licht und bei Sauerstoffzutritt erzielbare Zerstörung des Chlorophylls, mögen Volumschwankungen bis zu gewissem Grade erzielt werden, wie auch bei zu geringem Sauerstoffgehalt der umgebenden Luft die intramolekulare Athmung auf eine Vermehrung des Volumens hinarbeitet.

Entgegen anders lautenden Behauptungen soll der bei der Kohlensäurezersetzung gebildete Sauerstoff nach Cloez[1]) und Bellucci[2] nicht ozonisirt sein.

Die Kohlensäure kann nicht vertreten werden.

§ 39. Bis dahin ist kein Körper bekannt, welcher, wenn er der Pflanze geboten wird, analog wie Kohlensäure, mit Hülfe der Lichtstrahlen zur Produktion organischer Substanz verwandt werden kann. Dass Kohlenoxyd zwar der Pflanze nicht besonders schädlich ist, indess die Kohlensäure nicht zu ersetzen vermag, zeigte schon Saussure[3], ebenso erhielt Boussingault[4] ein gleiches Resultat, und auch dann, wenn gleichzeitig Kohlensäure zugegen war, blieb doch das Kohlenoxyd unverändert in der umgebenden Luft. Ein gleiches negatives Resultat wurde auch mit Kohlenwasserstoffgas (hydrogène protocarboné) erhalten. Ebenso ist es nicht gelungen, Pflanzen in organischen Säuren ein mit Sauerstoffabscheidung im Licht verarbeitbares Material zu liefern. Wenigstens fand Grischow[5] keine Sauerstoffbildung, als Pflanzen in Wasser, in welchem etwas Oxalsäure gelöst war, insolirt wurden, und A. Meyer[6]) erhielt mit äpfelsaurem Kalk keine Resultate, welche für eine solche Produktion bestimmt sprechen könnten. Die Trockengewichtszunahmen, welche in Versuchen Stutzer's[7]) grüne Pflanzen in kohlensäurefreier Luft bei Beleuchtung erfuhren, wurden wohl zweifellos, wie das auch Schmöger[8]) darthat, durch Kohlensäurebildung aus den sich zersetzenden dargebotenen organischen Säuren herbeigeführt.

Wird ein Stoff nicht in die Zellen aufgenommen, so ist er in jedem Falle von vornherein zur Ernährung untauglich, und dieserhalb kann mit einem Körper, wenn er von Aussen geboten wird, ein negatives Resultat erhalten werden, während derselbe verarbeitet wird, falls er durch Stoffwechselprozesse in der Zelle entstand oder irgendwie in diese gelangte. Das haben wir auch hinsichtlich der organischen Säuren (resp. ihrer Salze) zu beachten, welche Liebig[9]),

---

1) Annal. de Chim. et de Phys. 1857, Bd. 50, p. 80.

2) Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 362. 3) Rech. chimiqu. 1804, p. 208.

4) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 300. — Dgl. Stutzer, Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, Bd. 9, p. 1570.

5) Unters. über die Athmung 1819, p. 66. — Senebier's Angabe (Pflanzenphysiologie von de Candolle, Bd. I, p. 102), dass Gallussäure Sauerstoffausscheidung veranlasse, ist jedenfalls sehr problematisch. Ebenso verdient eine kritiklose Arbeit Goldmann's (Annal. d. Physik u. Chem. 1846, Bd. 67, p. 125) keine Beachtung.

6) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 338. Vgl. auch ebenda 1875, Bd. 18, p. 442.

7) Versuchsstat. 1877, Bd. 21, p. 93.

8) Berichte d. chem. Gesellschaft 1879, Bd. 12, p. 373.

9) Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. Physiologie 1840, p. 26; auch noch in der IX. Aufl. (1876), p. 17 u. 31.

freilich aus rein theoretischen Erwägungen, als die zunächst bei der Kohlenstoffassimilation entstehenden Produkte ansprach, die, wenn sie des Nachts gebildet, des Tags unter Sauerstoffabscheidung weiter zu Kohlehydraten verarbeitet würden. Es ist nun in der That in keiner Weise erwiesen und auch durchaus nicht wahrscheinlich, dass in dieser Weise die unter Kohlensäurezersetzung verlaufende Assimilation sich abspielt, doch scheiden nach Ad. Meyer[1]) thatsächlich Bryophyllum und andere Crassulaceen unter Verarbeitung freier organischer Säuren Sauerstoff ab. Indess ist noch durchaus unentschieden, welcher Art der Verlauf dieser Verarbeitung ist, ob etwa durch Licht nur Kohlensäure abgespalten, und diese in gewöhnlicher Weise im Chlorophyllapparat verarbeitet wird, oder ob vielleicht gar eine von der Mitwirkung des Chlorophyllapparates ganz unabhängige Sauerstoffproduktion vorliegt. Mag man auch geneigt sein, das erstere für wahrscheinlich zu halten — und die Thatsachen sprechen eher dafür als dagegen — so muss doch durchaus der empirischen Begründung die endgültige Entscheidung in dieser Frage überlassen werden.

Von Heyne[2]) wurde beobachtet, dass die Blätter von Bryophyllum calycinum während der Nacht einen sauren Geschmack annehmen und diesen bei Beleuchtung verlieren; Link[3]) fand dann ähnliches auch bei einigen anderen Crassulaceen. Ad. Meyer hat durch Titrirung ermittelt, dass im Dunklen sich eine ziemliche Menge freier Säure in Blättern von Bryophyllum bildet (1875, p. 430. Zur Neutralisation waren nach 15 Stunden Verdunklung 0,1 ccm von $^1/_{10}$ Normalkalilösung, nach Beleuchtung nur 2—3 Tropfen nöthig), und dass diese Säure nicht Kohlensäure ist. Die zuvor dunkel gehaltenen Blätter lieferten nämlich, wenn sie unter Zusatz von etwas Schwefelsäure ausgekocht wurden, relativ nur wenig Kohlensäure und insbesondere trat dann, wenn die Blätter über Kalilauge in kohlensäurefreiem Raume gehalten worden waren, nur eine geringe Trübung des Barytwassers ein, während die gleiche Blattmenge (28 gr) am Licht leicht 40 ccm Sauerstoff abgegeben haben würde (l. c. 1878, p. 284). Analoge Resultate ergaben Auspumpungsversuche, nach welchen auch locker gebundener Sauerstoff nicht in Bryophyllum vorhanden ist. Dieses folgt ferner daraus, dass Blätter in sauerstofffreiem Wasserstoffgas, im Dunklen gehalten, gleichfalls die fragliche Säure bilden. Allerdings absorbiren insbesondere fleischige Pflanzentheile erheblichere Mengen Kohlensäure, und dieserhalb dauerte es auch längere Zeit, ehe eine ins Dunkle gebrachte Opuntia vulgaris Kohlensäure abgab, obgleich dieselbe erhebliche Mengen Sauerstoff aufnahm. Doch muss es immerhin dahin gestellt bleiben, ob dieser Umstand allein herbeiführte, dass in Experimenten von Saussure[4]) ein Cactus das $1^1/_4$fache seines Volumens an Sauerstoff aufnahm, ehe Kohlensäure exhalirt wurde. Doch wie dem auch sei, — wir werden auf diese Absorption im Kap. Athmung zurückkommen — nach den erwähnten Versuchen Meyer's kann der von Bryophyllum producirte Sauerstoff nicht allein in der Pflanze präexistirender Kohlensäure entstammen, welche freilich, wo sie entstanden ist, auch verarbeitet und zur Produktion von Sauerstoff verwandt wird.

Um eine direkte Sauerstoffabspaltung dürfte es sich aber nicht handeln, da nach Meyer (1878, p. 335) die Entsäuerung ohne Sauerstoffproduktion in beleuchteten Blättern von Bryophyllum vor sich ging, welche durch Aufenthalt in einem Phosphor enthaltenden Raume offenbar getödtet waren. Ob hierbei Kohlensäure gebildet wurde, theilt Meyer nicht mit, welcher auf diesen Versuch nicht das gebührende Gewicht legt. Gegen eine Abspaltung von Kohlensäure sprechen keine entscheidenden Erfahrungen, denn das Unterbleiben der Ausscheidung dieses Gases in lebhaft Kohlensäure zersetzenden Pflanzen ist leicht verständlich[5]). Eine Abspaltung von Kohlensäure ist aber an sich durchaus nicht unwahrschein-

1) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 410, und 1878, Bd. 21, p. 277. Die Sauerstoffausscheidung fleischiger Pflanzen 1876.

2) Jahrbücher d. Gewächskunde von Sprengel, Schrader u. Link 1819, Heft 2, p. 70.

3) Ebenda p. 73. 4) Rech. chimiqu. 1804, p. 64.

5) Meyer l. c. p. 330. Zu vergl. Saussure's bezügliche Experimente mit Opuntia l. c. p. 89.

lich, da thatsächlich Oxalsäure, Bernsteinsäure und überhaupt manche organische Säuren bei Gegenwart von Oxydsalzen des Eisens und Urans energisch Kohlensäure entwickeln[1], und gewisse organische Stoffe in analogem Sinne vermittelnd wirken mögen. Sollte solches in Bryophyllum und sich ähnlich verhaltenden Pflanzentheilen die Ursache der Entsäuerung sein, dann würde freilich ein interessanter, vom Licht abhängiger Prozess des Stoffwechsels vorliegen, jedoch die Sauerstoffproduktion auch hier von Kohlensäurezersetzung herrühren. Vielleicht wirkt das Licht mehrfach in solchem Sinne entsäuernd, da bekannt ist, wie vergeilte Keimpflanzen wesentlich mehr freie Säure als am Licht erzogene enthalten[2]. — Speziell bei Bryophyllum ist nach Ad. Meyer (1878, p. 298) die fragliche Säure eine Isomere der Aepfelsäure. Da aber die Zersetzung nicht von der Säure allein, sondern auch von mitwirkenden Körpern abhängt, so würde es nicht auffallend sein, wenn diese oder andere Säuren in bestimmten Fällen nicht durch Beleuchtung zersetzt werden.

Uebrigens wird in allen beleuchteten grünen Pflanzen, ohne dass Kohlensäure in ihrer Umgebung geboten ist, etwas Sauerstoff producirt, da die durch Athmung gebildete Kohlensäure sogleich wieder verarbeitet wird. So lange Sauerstoff genügend vorhanden ist, bleibt bei diesem Kreislauf das Volumen einer abgesperrten Luftmenge constant, nimmt aber bei Mangel des Sauerstoffs zu, durch die in der intramolekularen Athmung abgespaltene Kohlensäure, resp. den aus dieser producirten Sauerstoff[3]. Dagegen führt es sich natürlich auf von Aussen gebotene Kohlensäure zurück, wenn diese gelösten Bicarbonaten entnommen wird. Offenbar aber wird, wenn Calciumbicarbonat geboten ist, die durch partielle Dissociation freie Kohlensäure in die Pflanze eindringen, und so endlich durch Fortdauer dieses Prozesses Calciumcarbonat sich aus denselben Gründen, wie beim Stehen des Wassers an der Luft, ausscheiden und eventuell als Incrustation an Pflanzentheilen absetzen. Uebrigens soll die Kohlensäure des Calciumbicarbonats, dessen Existenz in Lösung aber zweifelhaft ist, nach Schützenberger[4] nicht ganz so leicht wie freie Kohlensäure verarbeitet werden. Ob und in wie weit die Bicarbonate der Alkalien die Pflanze mit Kohlensäure versorgen können, ist noch festzustellen. Draper[5] will zwar positive Resultate erhalten haben, doch stimmen damit Grischow's[6] Beobachtungen nicht überein. Eine partielle Dissociation dieser Salze in Lösung ist wahrscheinlich, und ausserdem muss an Zerlegung durch von der Pflanze ausgeschiedene Säuren gedacht werden.

Herkunft der Kohlensäure.

§ 40. Der mit der Kohlenstoffassimilation verbundene Gasaustausch wird durch die Verhältnisse geregelt, welche im Allgemeinen in den Kapiteln über Gasaustausch und Stoffaufnahme behandelt wurden. Die maassgebenden Umstände bringen es auch mit sich, dass eine Landpflanze fast die ganze Kohlensäure aus der die assimilirenden Organe umgebenden Luft schöpft, durch die Wurzeln und überhaupt die im Boden befindlichen Theile aber den Blättern nur wenig Kohlensäure zugeführt wird. Die so gewonnene Kohlensäure reicht

1) Becquerel, la lumière 1868, Bd. 2, p. 60; Ar. Müller, Einwirkung des Lichtes auf Wasser 1874, p. 25; Seekamp, Annal. d. Chemie u. Pharmacie 1862, Bd. 122, p. 113, u. 1865, Bd. 133, p. 253. Für Aepfelsäure hat Ad. Meyer (1878, l. c. p. 321) solche Zersetzung nachgewiesen. — Auf die Zersetzung von Quecksilberoxalat basirt das von Eder (Chem. Centralblatt 1880, p. 2) vorgeschlagene Photometer.

2) Wiesner, Unters. über d. Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll 1874, p. 49. Separatabzug aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 69. Abth. 1.

3) Vgl. Böhm, Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1877, Bd. 185, p. 248.

4) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272.

5) Annal. d. chimie et de phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 223.

6) Journal für prakt. Chemie 1845, Bd. 34, p. 170.

nicht einmal aus, um in entstärkten Chlorophyllkörnern eine nachweisbare Produktion von Stärke zu erzielen, denn deren Auftreten konnte Moll[1] in keinem seiner Versuche konstatiren, in denen Zweige in kohlensäurefreier Luft, die Wurzeln aber in einem humösen und also verhältnissmässig kohlensäurereichen Boden sich befanden[2]. Liegt nun, wie schon Saussure[3] richtig erkannte, die hauptsächliche Quelle der Kohlensäure in der die grünen Pflanzentheile umgebenden Luft, so können doch kleine Mengen Kohlensäure den assimilirenden Organen von den Wurzeln aus zugeleitet werden, wie gleichfalls der eben genannte Forscher (l. c. p. 112 u. 122) durch verschiedene Experimente darthat (z. B. durch die Sauerstoffproduktion in abgesperrtem und kohlensäurefreiem Raum befindlicher Pflanzentheile), und wie von Boussingault[4]) bestätigt wurde. Uebrigens muss die Ausgiebigkeit der Transpiration, resp. die hierdurch veranlasste Wasser- und Gasbewegung in der Pflanze von Bedeutung sein für das Quantum Kohlensäure, welches vom Boden aus in die Pflanze gelangt. Die günstige Wirkung aber, welche in Versuchen Stöckhardt's[5]) Zufuhr von Kohlensäure zum Boden auf das Gedeihen von Pflanzen hatte, muss in indirekten Wirkungen dieses Gases auf Bodenbestandtheile gesucht werden.

Fast die gesammte zur organischen Substanz verarbeitete Kohlensäure entstammt also der Kohlensäure der Luft, welche freilich gewöhnlich nur 0,04 bis 0,06 Proc. von diesem Gase enthält. Wie ein Stück Aetzkali, so schöpfen die gleichfalls als Anziehungscentrum wirkenden assimilirenden Organe allmählich grosse Mengen Kohlensäure aus der Luft, und die Ausgiebigkeit dieser Thätigkeit wird durch die Flächenausdehnung der Blätter, sowie durch die Bewegung der Luft in hohem Grade begünstigt. In der That zeigen die Experimente Boussingault's[6]), ebenso die von Vogel und Witwer[7]), ferner von Corenwinder[8]), welche ansehnliche Mengen Kohlensäure bewegter Luft von einer assimilirenden Pflanze entnommen werden. Boussingault brachte einen mit 20 Blättern besetzten Zweig des Weinstocks in einen Ballon und leitete Luft durch den von der Sonne beschienenen Apparat. Da die eintretende Luft 0,04 bis 0,045, die austretende 0,01 bis 0,02 Kohlensäure enthielt, so entnahm der eingeschlossene Pflanzentheil den 15 Litern Luft, welche pro Stunde passirten, 45 bis 30 ccm Kohlensäure (0,088—0,059 gr), und im Laufe von 12 Stunden würden unter solchen Umständen 0,956 bis 0,608 gr Kohlensäure von diesem einzigen Zweige verarbeitet worden sein[9]). Beachtet man aber, dass an einem Weinstock und

---

1) Landwirthschaftl. Jahrbücher 1877, Bd. 6, p. 329. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1878, Bd. II, p. 105. — Auch zeigen u. a. Experimente Cailletet's (Compt. rend. 1871, Bd. 73, p. 1476), dass humöser Boden eine zum Fortkommen der Pflanze ausreichende Menge Kohlensäure nicht liefern kann.

2) Ueber Kohlensäuregehalt der Bodenluft vgl. z. B. Boussingault, Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 130; Möller, Botan. Jahresbericht 1877, p. 676.

3) Rech. chimiqu. 1804, p. 51. 4) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 294.

5) Versuchsstat. 1858, Bd. 1, p. 21.

6) Die Landwirthschaft, übers. von Gräger 2. Aufl., 1851, Bd. 1, p. 40.

7) Abhandlg. d. Münchner Akad. 1852, Bd. 6, p. 267.

8) Annal. d. chim. et d. phys. 1858, III sér., Bd. 54, p. 321.

9) Als Garreau (Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 289) Barytwasser, welches eine Oberfläche von 300 qcm bot, bei ruhiger Luft stehen liess, waren in einer Stunde 15 ccm Kohlensäure absorbirt worden.

ebenso an anderen grösseren Pflanzen die assimilirende Masse weit ansehnlicher ist, so leuchtet ein, wie eine Pflanze den ganzen Kohlenstoff für die grossen Mengen in einer Vegetationsperiode producirter organischer Substanz der Luft sehr wohl zu entnehmen vermag.

Wo Laubblätter vorhanden, sind gerade diese die am ausgiebigsten assimilirenden Organe, welche, weil sie Kohlensäure wesentlich direkt aus der Atmosphäre aufnehmen, auch energisch assimiliren, wenn sie isolirt in kohlensäurehaltige Luft gebracht werden. Den Weg ins Innere nehmen Kohlensäure, sowie Sauerstoff in der im Kapitel Gasaustausch gekennzeichneten Weise, sowohl durch die Cuticula, als auch durch die Spaltöffnungen. Dass durch die Cuticula Kohlensäure, resp. Sauerstoff in reichem Maasse dringen, zeigen die Erfolge von Experimenten Boussingault's[1], in welchen die spaltöffnungsführende Unterseite mit Stärkekleister verklebt oder mit Hülfe dieses Materiales zwei Blätter mit ihren gleichnamigen Flächen aufeinander gekittet waren. Unter diesen Umständen wurde durchgehends mehr Kohlensäure verarbeitet, wenn die Oberseite dem Lichte zugewandt und unverklebt geblieben war, als dann, wenn die untere Blattfläche die freie und beleuchtete Seite war. Aus diesen Resultaten folgt aber nicht eine in mechanischer Hinsicht bevorzugte Permeabilität der Cuticula der Blattoberseite, da auch andere Verhältnisse, wie Chlorophyllgehalt der Zellen, begünstigte Lage der aktivsten Zellen gegenüber Beleuchtung und Gaswechsel mitspielende Faktoren sind.

Der Gasaustausch submerser Pflanzen, die Ursachen, warum Sauerstoffproduktion einen positiven Druck im Inneren zu Stande bringt und dieserhalb aus Schnittflächen ein Blasenstrom sich entwickelt, sind in § 19 behandelt worden. Wie die Wasserpflanzen verhalten sich im Wesentlichen auch die in Wasser untergetauchten Landpflanzen, bei denen je nach Umständen ein Blasenstrom aus der Schnittfläche hervortreten, einzelne Blasen an der Oberfläche sich ablösen oder das Gas sich diosmotisch in das umgebende Wasser verbreiten kann. Nicht selten adhärirt eine die Benetzung verhindernde Luftschicht an der Blattfläche, durch welche dann der Gasaustausch mit dem Wasser in leicht auszumalender Weise vermittelt wird. In den Zellen selbst sind Gasblasen weder bei Wasserpflanzen, noch bei Landpflanzen beobachtet werden, der bei der Assimilation producirte weniger lösliche Sauerstoff wird also genügend schnell aus der Zelle entfernt, um eine gasförmige Abscheidung unter den gegebenen Verhältnissen zu vermeiden. Sinkt der für die Gasabsorption bedeutungsvolle Turgor, so lässt die Assimilationsthätigkeit, wie andere vitale Funktionen, nach, und Boussingault[2] fand z. B. bei Verlust der Hälfte des Constitutionswassers die durch ein Blatt von Prunus laurocerasus vermittelte Kohlensäurezersetzung auf $^1/_6$ herabgedrückt.

Das von submersen Pflanzen ausgeschiedene Gas ist nie reiner Sauerstoff, weil sich demselben schon innerhalb der Pflanze Stickgas und, wo genügend vorhanden, Kohlensäure beimengt, ferner beim Ansammeln unter Berührung mit Wasser sich noch ein weiterer Austausch mit den im Wasser gelösten Gasen vollzieht. Die Ursachen dieser Verhältnisse, welche sich aus bekannten physikalischen Gesetzen und dem im Kap. III über

---

1) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 359. — Aehnliche Versuche auch angestellt von Unger, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1853, Bd. 10, p. 11.

2) L. c. p. 217.

Gasaustausch in der Pflanze Gesagte im Allgemeinen ergeben, hat bereits Draper[1]) im Wesentlichen richtig aufgefasst. Der Gehalt an Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure schwankt deshalb, wie nicht anders zu erwarten, und wie die seit Ende des vorigen Jahrhunderts ausgeführten zahlreichen Analysen zeigen, in sehr erheblichem Grade. In einer Zusammenstellung verschiedener Resultate bei de Candolle[2]) liegt der Sauerstoffgehalt zwischen 25 und 85 Proc., und Wolkoff[3]) fand sogar bis 98 Proc. Sauerstoff in dem aufgesammelten Gase. Der Kohlensäuregehalt ist in gewöhnlichem Wasser und bei einigermaassen ausgiebiger Assimilation meist sehr gering, öfters fast verschwindend, erreicht aber in sehr kohlensäurereichem Wasser auch sehr hohe Werthe (Müller l. c. p. 505). Mit steigender Kohlensäurezersetzung nimmt im Allgemeinen der Sauerstoffgehalt in dem unter sonst gleichen Umständen ausgeschiedenen Gase zu, wie das schon Daubeny[4]) beobachtete, und ebenso Experimente von Cloez und Gratiolet[5]) zeigen, in denen u. a. die hinter weissem Glase ausgeschiedenen 73,7 ccm Gas 76,8 Proc. Sauerstoff, die in gleicher Zeit hinter blauem Glas entwickelten 18 ccm Gas 44,6 Proc. Sauerstoff enthielten. Aus den Versuchen dieser Forscher (l. c. p. 57) ergibt sich auch, dass mit Verminderung des Stickgases im Wasser und in der Pflanze der Sauerstoffgehalt im angesammelten Gase zunimmt. Dieser betrug, als Pflanzen in ausgekochtes Wasser kamen, welchem zeitweise Kohlensäure zugeführt wurde, anfangs 84,3 Proc., während 97,1 Proc. Sauerstoff gefunden wurden, als nach achttägiger Fortsetzung der Versuche das aufgesammelte Gas analysirt wurde.

Dieser Verhältnisse halber wird mit nachlassender Assimilation für die gleiche Menge Sauerstoff eine grössere Gasmenge aus dem abgeschnittenen Stengel einer Wasserpflanze hervorkommen. Bleiben hierbei die Gasblasen gleich gross, so fällt deren Zahl und ebenso der nach dieser abgeschätzte Assimilationswerth für die minder wirksame Lichtquelle relativ zu hoch aus[6]). Deshalb bietet aber doch die zuerst von Dutrochet[7]), dann von Sachs[8]), Wolkoff, Pfeffer u. A. angewandte Methode des Gasblasenzählens eine oft sehr schätzbare Methode, um den Assimilationswerth ungleich wirksamer Lichtquellen vergleichend zu prüfen (vgl. Fig. 17, p. 111). Wird ein nicht zu kohlensäurereiches Wasser angewandt und dafür gesorgt, dass die Schnittfläche der Ausgleichung des Druckes kein zu grosses Hinderniss entgegensetzt, so nimmt der Blasenstrom meist in weniger als 1 Minute einen constanten Werth an, wenn die Pflanze in anders wirksame Beleuchtungsverhältnisse gesetzt wird, und hört ganz auf, wenn die Pflanze verdunkelt wird. Natürlich können andere Ursachen, wie Bereicherung des Wassers mit Kohlensäure, Erhöhung der Temperatur u. s. w. vorübergehend gewisse Gasblasenentwicklung hervorrufen, die bei constanten Bedingungen im Lichte erzielte Gasblasenentwicklung wird aber allein durch die Produktion von Sauerstoff veranlasst. Den in § 19 mitgetheilten Beweisen füge ich noch hinzu, dass nach den Versuchen von Dr. Schwarz die Blasenentwicklung aufhört, wenn Elodea in ein möglichst beschränktes Wasservolumen gebracht wird, zu welchem nur kohlensäurefreie Luft Zutritt hat. Chloroform, welches nach Claude Bernard[9]) die Sauerstoffproduktion sistiren soll, hebt dagegen, nach den von Dr. Schwarz gewonnenen Erfahrungen, die Blasenabscheidung aus Elodea und Ceratophyllum nicht eher ganz auf, als bis die Pflanze soweit Schaden genommen hat, dass sie nach Entziehung des Chloroforms zu Grunde geht.

1) Annal. d. chim. et d. phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 221. — Ferner N. J. C. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 484.

2) Pflanzenphysiologie 1833, Bd. I, p. 102.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 16.

4) Philosoph. Transactions 1836, Pt. I, p. 157.

5) Annal. d. Chimie et d. Phys. 1851, III sér., Bd. 32, p. 51.

6) Pfeffer, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 52.

7) Mémoires etc. Brüssel 1837, p. 182. 8) Bot. Ztg. 1864, p. 363.

9) Leçons sur les phénomènes d. l. vie 1878, p. 278.

Spezifische Assimilationsenergie und äussere Einflüsse.

§ 41. Die spezifischen Eigenschaften der Pflanzen und Pflanzentheile bringen es mit sich, dass gleich grosse Blätter verschiedener Pflanzen unter denselben Bedingungen ungleiche Mengen Kohlensäure verarbeiten. Diese Differenzen entspringen z. Th. schon aus verschiedenem Gehalt an Chlorophyllkörnern, dem mehr oder weniger den Gasaustausch und das Eindringen von Lichtstrahlen begünstigenden Aufbau, sowie aus der ungleichen Ausgiebigkeit der Athmung. Da letztere in jungen Organen intensiv ist, die Kohlensäurezersetzung aber in diesen zumeist noch nicht den Höhepunkt erreicht, so geben ganz junge Blätter (vgl. Kap. Athmung) nicht selten Kohlensäure im Licht ab. Da ferner mit höherem Alter die Assimilationsfähigkeit endlich wieder abnimmt, so muss in Blättern einer bestimmten Entwicklungsphase die Fähigkeit zur Produktion organischer Substanz ein Maximum erreichen.

Vermuthlich wird auch den einzelnen Chlorophyllkörnern verschiedener Pflanzen eine spezifisch ungleiche Befähigung für Kohlensäurezersetzung zukommen, so gut wie ja auch die Protoplasmakörper mit spezifisch differenter Reaktionsfähigkeit ausgestattet sind. Entscheidende Erfahrungen in dieser Hinsicht fehlen allerdings, denn aus obigen und noch anderen Verhältnissen kann es sich ergeben, dass z. B. ein Blatt in einem gedämpften Lichte noch Sauerstoff ausgibt, in dem ein anderes, chlorophyllreiches schon Sauerstoff consumirt[1], oder eine Schattenpflanze unter Beleuchtungsverhältnissen fortkommt, in denen bestimmte andere Pflanzen nicht mehr eine zu ihrem Fortkommen genügende Menge organischer Substanz zu produciren vermögen. Ebenso geht aus Versuchen Weber's[2] nur hervor, dass verschiedene Pflanzen, bei Cultur unter denselben Bedingungen, für gleiche Blattfläche ungleiche Menge organischer Substanz produciren. Auch nach einer, übrigens nur approximativen Correction für Athmungsverlust zeigt doch der so für Assimilationsenergie gewonnene Ausdruck natürlich nicht die relative Assimilationsenergie eines einzelnen Chlorophyllkornes an.

In einem Gewächshaus cultivirt, gewann z. B. eine Topfpflanze von Phaseolus multiflorus in 48 Tagen 5,836 gr Trockensubstanz, während diese Zunahme für Helianthus annuus in derselben Zeit 29,806 gr betrug. Aus diesen Zahlen berechnet sich, unter Berücksichtigung der Blattflächenentwicklung und nach Anbringung einer Correctur für Athmungsverlust, als Assimilationsenergie für 1 qm Blattfläche in 10 Stunden für Phaseolus 3,413 gr und für Ricinus 5,559 gr. Diese Werthe sind zugleich weitere Beispiele für die Ausgiebigkeit der Kohlenstoffassimilation, durch die allein im ewigen Kreislauf der Natur der in einfache Zersetzungsprodukte endlich übergehende Kohlenstoff wieder zu organischen Verbindungen verjüngt wird. Aus der weiteren Verarbeitung dieser Produkte gehen die organischen Körperbestandtheile der Pflanzen und Thiere hervor, die sich also zurückführen auf die Arbeit, welche die von der Sonne unserem Planeten zugesandten Strahlen in dem Chlorophyllapparat der Pflanze

---

1) Beispiele bei Corenwinder, Annales d. chimie et de physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 330.

2) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1879, Bd. II, p. 346.

leisteten. Durch diesen Prozess wird ferner der Gleichgewichtszustand in der Zusammensetzung der Luft erhalten, welcher durch Verbrennung, Verwesung u. dgl. dauernd Sauerstoff entzogen und Kohlensäure zugeführt wird.

Da die Kohlensäurezersetzung nur in dem von Lichtstrahlen getroffenen Chlorophyllapparat sich abspielt, so ist sie dieserhalb von der Aussenwelt durchaus abhängig. Von den durch die Sonne uns zugesandten Strahlen rufen aber nur die für unser Auge wahrnehmbaren Kohlenstoffassimilation hervor. Die dunklen Wärmestrahlen wirken nur insofern, als sie Einfluss auf den Temperaturzustand der Pflanze haben, und von diesem die Reaktionsfähigkeit des Organismus auch bei der Kohlensäurezersetzung abhängig ist, ein Verhältniss, welches schon von Senebier[1]) richtig erkannt wurde. Aus den allerdings noch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Kohlenstoffassimilation von der Temperatur geht soviel mit Gewissheit hervor, dass jene noch bei verhältnissmässig niederen Temperaturgraden von statten geht, ein Optimum bei einer auch anderen Funktionen günstigen Wärme erreicht, mit weiter steigender Temperatur dann abnimmt, um, wie es scheint, ihre Grenze bei einer unterhalb der Tödtungstemperatur liegenden Wärme zu finden. Die Assimilationskurve hat also einen wesentlich anderen Verlauf, als die Athmungskurve, welche bis mindestens nahe an die das Leben vernichtenden Wärmegrade steigt. Diese mit der Temperatur ungleiche Relation muss jedenfalls auf die Lage des nach producirtem Sauerstoff oder nach zersetzter Kohlensäure bestimmten Optimums der Kohlenstoffassimilation einen gewissen Einfluss geltend machen.

Ferner ist von Bedeutung für die Kohlenstoffassimilation die partiäre Pressung der Kohlensäure in dem Sinne, dass bei einem bestimmten Kohlensäuregehalte die ausgiebigste Kohlensäurezersetzung stattfindet. Reine Kohlensäure verhindert bei gewöhnlichem Luftdruck die Assimilation zwar nicht, hemmt sie indess sehr, wie schon Grischow[2]) bemerkte, und Boussingault[3]) näher feststellte, in dessen Versuchen u. a. ein Kirschlorbeerblatt pro qcm und Stunde in reiner Kohlensäure 0,5 bis 1,5 ccm, in einer bis zu 30 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft aber 4,0 bis 13,1 ccm Kohlensäure verarbeitete. Es handelt sich hier um Blätter, welche gleich nach Einbringen in Kohlensäure beleuchtet wurden und sich naturgemäss mit der Produktion von Sauerstoff eine mehr und mehr zu Assimilationsthätigkeit geeignete Luft schafften. Im Dunklen in reiner Kohlensäure gehalten, tritt zunächst ein weniger aktionsfähiger Zustand, endlich der Tod ein, und zwar geschieht dieses in der direkt schädlich wirkenden Kohlensäure schneller, als in dem indifferenten Stickstoff.

Dass die partiäre Pressung und nicht die Verdünnung der Kohlensäure mit indifferenten Gasen maassgebend ist, ergeben wieder die Versuche Boussingault's (l. c. p. 302). Als nämlich Kohlensäure durch Verminderung des Druckes auf ein grösseres Volumen gebracht war, wurde mit der verminderten Dichte der Kohlensäure eine reichliche Assimilationsthätigkeit beobachtet. Dem entsprechend fand Böhm[4]) die Assimilationsthätigkeit verringert, als er ein aus

---

1) Physikalisch-chem. Abhandlg. 1785, Bd. I, p. 24 u. 97.

2) Unters. über die Athmung 1819, p. 53. 3) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 286.

4) Ueber Bildung von Sauerstoff durch grüne Landpflanzen 1872, p. 18. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 66, Abth. I. — Vgl. auch N. J. C. Müller, Botan. Unters. 1876, Bd. I, p. 353.

gleichen Theilen Wasserstoff und Kohlensäure bestehendes Gasgemenge unter einem Druck von $1\frac{1}{2}$ Atmosphären comprimirt hielt. Zweifellos würde auch eine stark gesteigerte partiäre Pressung des Sauerstoffs die Kohlensäurezersetzung hemmen, da durch jene, wie bei Athmung besprochen wird, sogar der Tod von Pflanzen herbeigeführt werden kann.

Da reine Kohlensäure die Assimilation verlangsamt, in sehr kohlensäurearmer Luft aber nicht soviel Kohlensäure zugeführt wird, als in energisch assimilirenden Pflanzentheilen verarbeitet werden kann, so gibt es schon als Resultante dieser zwei Faktoren ein Optimum des Kohlensäuregehaltes. (Wir haben hier gewöhnlichen Luftdruck im Auge.) Ein solches fand auch Godlewski[1] in seinen Versuchen, welche in Luft verschiedenen Kohlensäuregehaltes vorgenommen wurden. Für Blätter von Glyceria spectabilis wurde das Optimum in Luft mit 8—10 Proc., für Typha latifolia mit 5—7 Proc. Kohlensäure gefunden, und für Oleander liegt es vielleicht noch etwas tiefer. Ein analoges Verhalten gibt Schützenberger[2] für Wasserpflanzen an, indem bei Elodea die Kohlensäurezersetzung am ausgiebigsten in einem Wasser gefunden wurde, welches gegenüber mit Kohlensäure gesättigtem Wasser 5—10 Proc. von diesem Gase enthielt. Das Optimum fällt übrigens bei verschiedener Beleuchtung ungleich aus und wird, wie das aus Godlewski's Versuchen hervorgeht, mit gesteigerter Assimilationsthätigkeit erst bei einem etwas höheren Kohlensäuregehalt der Luft erreicht. Es erklärt sich dieses übrigens einfach daraus, dass mit gesteigerter Sauerstoffproduktion die innerhalb der Pflanze enthaltenen Gase relativ sauerstoffärmer werden.

Einfluss des Kohlensäuregehaltes. Als Beispiel führe ich hier die Resultate eines Versuchs von Godlewski an, welcher mit Stücken desselben Blattes von Glyceria spectabilis an einem sonnigen Tage angestellt wurde (l. c. p. 353, Vers. 12). Bei einer Expositionszeit von $1\frac{1}{2}$ Stunden wurden zersetzt bei mittlerem Kohlensäuregehalt der Luft von 3,9, 12,6 und 26 Proc. pro Stunde und qdm Blattfläche 8,31, 13,56 resp. 11,95 ccm Kohlensäure. Die Differenzen sind indess nicht immer so ansehnlich und fallen insbesondere auch in Versuchen mit Blättern von Oleander und Kirschlorbeer durchgehends geringer aus. Dieses gilt wenigstens für Versuche, in welchen der Kohlensäuregehalt innerhalb obiger Grenzen lag.

Aus obigen Erfahrungen folgt nicht, dass bei fortgesetztem Aufenthalt in kohlensäurereicher Luft eine Pflanze mehr organische Substanz producirt und mehr an Trockengewicht zunimmt, als in gewöhnlicher Luft, denn die schädlichen Einflüsse der Kohlensäure können früher oder später einen nachtheiligen Einfluss geltend machen. So kommen nach Davy[3] Pflanzen in einer Luft, welche $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ ihres Volumens Kohlensäure enthält, schlechter fort, und damit stimmen auch Versuche von Saussure[4], nach welchen an schattigem Standort Erbsen schon in einer 8 Proc. Kohlensäure enthaltenden Luft kümmerlicher gedeihen, dagegen scheinen dieselben bei gleichem Kohlensäuregehalt in der Sonne besser fortzukommen, als in gewöhnlicher Luft. Auch Percival hat, nach einem Citate bei Saussure, begünstigte Entwicklung von Mentha in einer mit Kohlensäure bereicherten Luft gefunden. Alle diese Versuche, auch ein von de Vries[5] mit Rüben angestellter, in welchem der Kohlensäuregehalt der Luft offenbar recht variabel war, sind indess unzureichend, um zu entscheiden, ob bei

---

1) Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg 1873, Bd. I, p. 343.

2) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272.

3) Elements of Agricultural Chemistry 1821, 3. Aufl., p. 205.

4) Recherches chimiqu. 1804, p. 29. — Auf eine andere kurze Mittheilung von Dumas (Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 412) ist kaum Gewicht zu legen.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 417.

nur geringer Bereicherung der atmosphärischen Luft an Kohlensäure für Produktion und Wachsthum einer Pflanze auf die Dauer wirklich Vortheile entspringen, wie das allerdings wahrscheinlich sein dürfte, wenn der Kohlensäuregehalt etwa von 0,04 Proc. auf 0,2 Proc. gesteigert wird. In diesem Falle würde der in älteren Erdperioden voraussichtlich etwas höhere Kohlensäuregehalt der Luft ein das Wachsthum begünstigender Faktor gewesen sein, wie das bereits von Liebig[1]) hervorgehoben wurde.

Temperatur. Durchgehends scheinen die Pflanzen noch bei relativ niedriger Temperatur Kohlensäure zu zersetzen. Boussingault[2]) fand, indem er das Rauchen und Leuchten von Phosphor als Index nahm, merkliche Kohlensäurezersetzung durch Lärchennadeln noch zwischen 0,5 — 2,5° C., durch Wiesengräser bei 1,5 — 3,5° C. und Heinrich[3]) beobachtete bei Hottonia bei 4,5° C., vielleicht auch noch bei 2,5° C. Gasblasenabscheidung. Jedenfalls ist also bei etwas niederer Temperatur die Kohlensäurezersetzung noch nicht ganz erloschen, und das, wenn auch langsame Wachsen von manchen grünen Pflanzen bei 0° oder wenig darüber liegenden Temperaturgraden lässt sicher vermuthen, dass bei dieser geringen Wärme in denselben Kohlenstoffassimilation vor sich ging, die übrigens bei anderen Pflanzen noch in Temperaturen merklich thätig zu sein scheint, bei welchen das Wachsen zum Stillstand gebracht wurde. Auch die freilich langsame Stärkebildung in Chlorophyllkörnern zeigt die noch bei niederen Temperaturgraden fortschreitende Assimilationsthätigkeit an[4]).

Nach der Zahl ausgeschiedener Gasblasen zu schliessen, würde das Optimum der Sauerstoffproduktion für Hottonia bei ungefähr 31° C. liegen. Bei dieser Temperatur wurden in den Versuchen Heinrich's (l. c.) 547—580 Blasen ausgeschieden von einer Pflanze, welche bei 10,6 — 11,2° C. = 145 — 160, bei 50° C. = 110 — 200, bei 56° C. keine Blasen ausgab, indess nach dem Abkühlen wieder mit Ausscheidung begann. Auf ein bei ungefähr 30° C. liegendes Optimum deuten die Versuche Böhm's[5]) mit Wallnussblättern hin. Nach dem Erlöschen der freilich in unserer Frage nicht ganz entscheidenden Gasblasenabscheidung hört, nach Schützenberger und Quinquand[6]), die Assimilation in Elodea canadensis bei 45 — 50° C. auf, während Athmung bei dieser die Pflanze nicht tödtenden Temperatur noch sehr energisch stattfand. — Der Versuch Fauncopret's[7]), die Beziehung zwischen Assimilation und Temperatur durch eine einfache Gleichung auszudrücken, entbehrt der empirischen Grundlagen und kann deshalb mit Stillschweigen übergangen werden. Die Angaben von Prjanischnikow kenne ich nur aus dem Referate im Botanischen Jahresbericht (1876, p. 897). Nach diesem soll bei Besonnung zwischen 9½—39° C. nur ein geringer Einfluss der Temperatur bemerklich sein, bei zerstreutem Lichte aber die Assimilation schon zwischen 16 — 25° C. abnehmen. In wie weit diese Resultate den veränderten Relationen zwischen Athmung und Kohlensäurezersetzung oder anderen Ursachen entspringen, kann ich nach dieser Mittheilung nicht beurtheilen.

Bedeutung des Lichtes.

§ 42. So lange als die Kohlensäurezersetzung ist auch deren Abhängigkeit vom Lichte bekannt. Vermuthlich wird auch das schwächste Licht immer noch die Kohlenstoffassimilation in der Pflanze vermitteln, welche ja keineswegs stille steht, wenn Pflanzen bei ungenügender Beleuchtung Kohlensäure abgeben, weil durch die im Dunklen fortdauernde Athmung mehr von diesem Gase producirt, als durch Assimilation verarbeitet wird. Im vorigen Paragraphen ist schon mitgetheilt, dass ein solches Verhältniss mit abnehmender Helligkeit in

---

1) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur u. s. w. 1843, 5. Aufl. p. 26.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 10, p. 336.

3) Versuchsstat. 1871, Bd. 13, p. 136.

4) Vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 524.

5) Ueber die Respiration von Landpflanzen 1873, p. 14. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 67, Abth. I.

6) Compt. rendus 1873, Bd. 77, p. 272. 7) Ebenda 1864, Bd. 58, p. 334.

einigen Pflanzen früher, als in anderen erreicht wird. Thatsächlich bringt übrigens in manchen Pflanzen schon die schwache Beleuchtung der Abenddämmerung eine zur Ausgabe von Sauerstoff genügende Assimilation hervor, wie Boussingault l. c. p. 335 durch das Leuchten von Phosphor constatirte. Augenscheinlich reicht aber oft eine schwache Beleuchtung aus, um Ergrünen zu bewirken, welches eine Ausgabe von Sauerstoff nicht zu verursachen vermag. Uebrigens kann es auch nicht Wunder nehmen, dass ein lebhafter assimilirendes Blatt doch unter Umständen Kohlensäure an die Umgebung abgibt, wie das in entsprechenden Versuchen Garreau's[1] die Trübung von Barytwasser anzeigte, das neben dem Blatte unter einer Glocke sich befand. Denn die Kohlensäure wird ja nicht sogleich mit Entstehung gebunden, und ferner athmen alle, auch die kein oder wenig Chlorophyll führenden Zellen.

Mit steigender Helligkeit nimmt die Kohlensäurezersetzung zu, doch gibt es gewiss ein, wenn vielleicht auch erst bei starker Beleuchtung erreichtes Optimum, da nach Pringsheim[2] concentrirtes Sonnenlicht, und zwar nicht durch Erwärmung, den Tod von Zellen herbeiführt. Schon vor der Todtung wird durch concentrirtes Sonnenlicht der Chlorophyllfarbstoff zerstört, während die Körner der Form nach erhalten bleiben, ihre grüne Farbung aber nicht wieder gewinnen. Es würde also für den Fall, dass diese entfärbten Chlorophyllkörper die assimilatorische Eigenschaft verlieren, was bis dahin nicht untersucht ist, eine excessiv gesteigerte Lichtwirkung dauernd die Assimilationsfähigkeit eines Blattes herabsetzen.

Innerhalb der gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnisse, soweit solche ausgiebige Assimilation verursachen, scheint ein annähernd proportionales Verhältniss zwischen Beleuchtung und Sauerstoffproduktion zu bestehen. So fand Wolkoff[3], als er in einem dunklen Glaskasten, der nur von einer Seite durch eine matte Glasscheibe Licht erhielt, die Versuchspflanze in verschiedener Entfernung von der Lichtquelle aufstellte, eine der Lichtintensität nahezu proportionale Zahl von Gasblasen ausgeschieden. Ein gleiches Resultat erhielt van Tieghem[4], welcher die in verschiedener Entfernung von einer künstlichen Lichtquelle ausgeschiedene Zahl von Gasblasen feststellte. Dagegen geben nach keiner Seite ein bestimmtes Resultat die von N. J. C. Müller in kohlensäurehaltiger Luft angestellten Versuche, in denen die Apparate in verschiedener Entfernung in einem durch eine Linse divergent gemachten Strahlenbündel sich befanden. Wolkoff's Experimente lassen indess unentschieden, ob Proportionalität auch dann noch gilt, wenn sowohl direktes Sonnenlicht, als auch schwache Beleuchtung in Betracht gezogen werden. In der That scheint in intensivem Sonnenlicht, nach einigen Beobachtungen, die Zahl der ausgeschiedenen Gasblasen etwas geringer sein zu können, als in etwas gedämpfter Beleuchtung. Uebrigens würde, die Athmungsgrösse als Constante vorausgesetzt, die empirisch gefundene Sauerstoffmenge nicht einfach, wie die Lichtstärke, zu- und abnehmen dürfen, falls zwischen letzterer und der Energie der Kohlensäure-

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, Bd. 16, p. 280.

2) Unters. über das Chlorophyll, III. Abth. 1879, p. 6. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akad.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 1.

4) Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 482.

zersetzung eine vollkommene Proportionalität bestehen sollte. Jedenfalls müssen schon Athmung und der Umstand, dass bei ausgiebiger Assimilation, wenigstens in gewöhnlicher Luft, nicht soviel Kohlensäure zugeführt wird, als faktisch zersetzt werden könnte, auf das Verhältniss zwischen thatsächlich producirtem Sauerstoff und Helligkeit einen Einfluss haben[1].

Aus der Zunahme organischer Substanz ergibt sich ohne weiteres, dass in grünen Pflanzen viel weniger Kohlensäure zersetzt, als durch Athmung gebildet wird. In von Sachs[2] angestellten Versuchen reichte schon eine 7stündige Morgenbeleuchtung an einem Westfenster aus, damit eine Keimpflanze von Tropaeolum majus zwischen 10. April und 29. Juli 4,8 gr Trockensubstanz gewann, also mehr organische Substanz producirte, als in der relativ langen Verdunkelungszeit consumirt wurde, freilich doch nicht genügend, um sich so gut wie eine besser beleuchtete Pflanze zu entwickeln und um Blüthen auszubilden. Weiter sei hier noch mitgetheilt, dass in einem Versuche von Boussingault[3] ein Oleanderblatt in einer freilich ziemlich kohlensäurereichen Atmosphäre bei heller Beleuchtung 16mal soviel Kohlensäure verarbeitete, als es bei gleich langer Verdunkelung bildete.

Nach den Erfahrungen an nicht grünen Pflanzen wird im Licht, wenn überhaupt, jedenfalls nicht viel mehr Kohlensäure, als im Dunkeln abgegeben (§ 73), doch mag die Produktion dieses Gases in concreten Fällen wohl durch Beleuchtung zunehmen (§ 39). Pringsheim[4] hat allerdings in jüngster Zeit die Annahme vertreten, dass durch Licht die Sauerstoffathmung allgemein erheblich gesteigert werde, und in grünen Pflanzen nur deshalb Produktion von Sauerstoff zu Wege komme, weil der Chlorophyllfarbstoff als schützende Decke die zu ausgiebige Kohlensäurebildung durch Athmung verhindere. Diese Schlussfolgerungen stützen sich aber auf die durch sehr concentrirtes Sonnenlicht erzielten Erfolge, welche Pringsheim selbst als pathologisch ansieht, und nach welchen demgemäss nicht die normalen Funktionen, so wenig in diesem wie in einem anderen Falle, ohne weiteres beurtheilt werden können. An sich sind allerdings diese Beobachtungen interessant genug, durch welche festgestellt wurde, dass bei starker Concentration alle Lichtstrahlen, und zwar nicht durch Erwärmung, auf das Protoplasma ähnlich wie extreme Temperaturgrade wirken und wie diese den Tod herbeiführen können, dass ferner, wie schon erwähnt wurde, der Chlorophyllfarbstoff und darauf das Hypochlorin durch solche intensive Lichtwirkung zerstört werden, und ebenso in dem nicht grünen Protoplasma gewisse Körnchen verschwinden.

Die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes, sowie das Verschwinden des Hypochlorins und gewisser Körnchen im übrigen Protoplasma, geht nur bei Gegenwart von Sauerstoff vor sich, und eben hieraus folgert Pringsheim die Steigerung der Athmung durch Licht. Zugegeben, dass unter diesen Umständen thatsächlich die Kohlensäureproduktion vermehrt wird (es ist das wahrschein-

1) Eine dem Fechner'schen Gesetz entsprechende Relation, auf welche Vierordt (Die Anwendung d. Spektralapparates 1873, p. 85) vermuthungsweise hinweist, ist kaum zu erwarten.

2) Experimentalphysiologie 1865, p. 21.

3) Agronomie etc. 1868, Bd. 4, p. 328.

4) Ueber Lichtwirkung u. Chlorophyllfunktion in d. Pflanze 1879, Separatabz. aus Monatsb. d. Berliner Akad.

lich, doch fehlen bestimmte Beweise, denn Stoffmetamorphosen mit Consum von Sauerstoff sind auch ohne Kohlensäurebildung denkbar), so liegt hier gewiss eine unter normalen Verhältnissen nicht eintretende Lichtwirkung vor, da durch jene excessive Beleuchtung der Chlorophyllfarbstoff unwiederbringlich zerstört wird, während die Chlorophyllkörner der Form nach sich in der ferner normal cultivirten Pflanze erhalten. So wie wir aber empirisch bekannte Fähigkeiten der Diastase, gewisse Umsetzungen innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen zu vermitteln, nicht deshalb bestreiten können, weil bei gewisser Steigerung der Temperatur das Ferment seine Eigenschaften unwiederbringlich einbüsst, so wenig dürfen wir auch die innerhalb bestimmter Lichtwirkung sich vollziehende Funktion des Chlorophyllapparates aus den Erfolgen schliessen, welche das zur Funktion nöthige Agens bei extremer Steigerung erzielt. Sogleich mit der Einwirkung des concentrirten Lichtes ist aber, wie sich aus Pringsheim's Beobachtungen entnehmen lässt, die Assimilationsthätigkeit überhaupt sistirt, denn sonst würden kohlensäurehaltige, aber sauerstofffreie Gasgemenge, eben der Sauerstoffbildung halber, die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes nicht verhindern.

Müssen wir aber die Berechtigung, nach extremen Lichtwirkungen die normalen Verhältnisse zu beurtheilen, zurückweisen, so fallen auch damit alle die Argumente, durch welche Pringsheim seine oben ausgesprochene Anschauung zu stützen sucht. Andere maassgebende Gründe finde ich in den veröffentlichten Abhandlungen nicht, und vermag ich auch nicht anderweitig bekannten Thatsachen zu entnehmen. Um mit der empirischen Erfahrung in Einklang zu stehen, müsste nach Pringsheim's Auffassung — was dieser freilich nicht ganz direkt ausgesprochen hat — die Fähigkeit der Kohlenstoffassimilation auch dem nicht grünen Protoplasma zukommen. Denn auch in diesem werden Körnchen nach unserem Autor durch Licht zerstört, und wird Athmung deshalb vermehrt, so dass, um eine ungefähr gleiche Ausgabe von Kohlensäure am Licht zu erhalten, ein antagonistischer Prozess nöthig wäre, also Athmung und Assimilation in ungefähr proportionalem Verhältniss gesteigert werden müssten.

Sehen wir von diesen und anderen Complicationen, zu welchen Pringsheim's Theorie unvermeidlich führen müsste, an dieser Stelle ab, so ist doch aus den Erfahrungen im concentrirten Licht auch nicht der Schluss zu ziehen, dass das Chlorophyll die Steigerung der Athmung verhindert. Denn das Chlorophyll wird nach Pringsheim ebenfalls verbrannt, Kohlensäurebildung also hiermit gleichfalls gesteigert, und es ist zunächst kein Grund anzugeben, warum diese Steigerung bei der Verbrennung dieses am leichtesten oxydablen Körpers geringer ausfallen soll, als bei Verbrennung des Hypochlorins oder eines anderen Stoffes. Der relative Schutz, welchen das Chlorophyll anderen Körpern gewährt, der Umstand, dass erst nach Abnehmen und Verschwinden dieses das Hypochlorin und andere Stoffe zerstört werden, dokumentirt eben das Chlorophyll als den bei zerstörender Lichtwirkung leichtest oxydablen Körper, präcisirt aber dessen Rolle in dem normal funktionirenden Chlorophyllapparat in keiner Weise. So kann natürlich auch nicht die erfahrungsgemäss geringere Sauerstoffproduktion im blauen Lichte mit dem in diesem Spektralbezirke ausgiebigsten Chlorophyllschutz erklärt werden, um so weniger, als die Oxydation des Chlorophylls selbst in diesen Strahlen am stärksten stattfindet. Uebrigens

dürfte es der richtigen Combination von Experimenten wohl zweifellos gelingen, zu entscheiden, ob in grünen Pflanzentheilen neben dem Prozess der Kohlenstoffassimilation die Athmung durch Licht eine Steigerung erfährt.

Wirkung farbigen Lichtes.

§ 43. Durch alle für unser Auge wahrnehmbaren Strahlen wird Kohlensäurezersetzung in der Pflanze vermittelt, während in den Strahlen von geringerer Brechbarkeit als Roth, den sogen. dunklen Wärmestrahlen, ebensoviel Kohlensäure als im Finstern entsteht, und auch den ultravioletten Strahlen

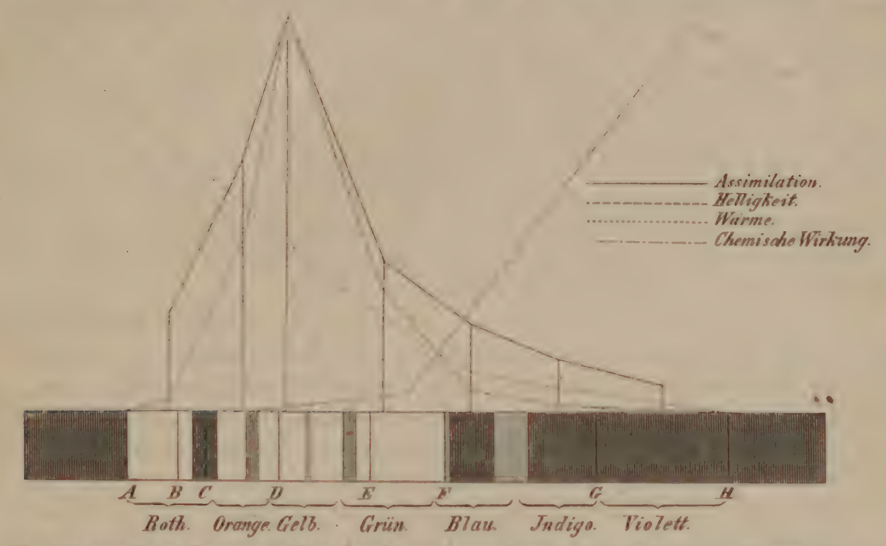


Fig. 29. Die bezüglichen Curven sind über dem Absorptionsspektrum einer alkoholischen Chlorophylllösung construirt. Das Absorptionsspektrum ist nach Pringsheim (Monatsb. d. Berl. Akad. Octob. 1874) dargestellt. Die Helligkeitscurve ist Untersuchungen Vierordt's (Spektralapparat 1871, p. 49) entnommen. Die Curve für Kohlensäurezersetzung basirt auf meinen Untersuchungen, welche folgende relative Gasblasenzahlen ergaben: Roth 25,4, Orange 63,0, Gelb 100, Grün 37,2, Blau 22,1, Indigo 13,5, Violett 7,1.

scheint keine Zersetzungskraft zuzukommen. Diese ist auch gering in der blauen Hälfte des Spektrums und erreicht ihren höchsten Werth in der gelben Zone, wie die graphische Darstellung in Fig. 29 zeigt, deren Ordinaten die Werthe anzeigen, welche ich mit Elodea canadensis mittelst der Methode des Gasblasenzählens im prismatischen Spektrum erhielt[1]. In dieser Figur ist auch dargestellt, mit welcher Helligkeit unserem Auge die verschiedenen Spektralbezirke erscheinen, und nach den von J. Müller mit Steinsalzprisma gewonnenen Resultaten die Wärmewirkung im prismatischen Spektrum angegeben, welche ihr Maximum erst in den in der Figur nicht mehr eingetragenen ultrarothen Strahlen erreicht. Diese Darstellung zeigt sogleich, wie das auch nach der Unwirksamkeit einer Erwärmung im Dunklen nicht anders zu erwarten ist, dass der Assimilationswerth eines Spektralbezirkes nicht von dessen Wärmewirkung abhängt. Ebenso ergibt sich für die chemische Wirkung auf Chlorsilber, sowie auf ein Gemenge aus Wasserstoff und Chlorgas eine ganz anders verlaufende

1) Bot. Ztg. 1872, p. 425.

Curve (vgl. Fig. 29), welche mit Unrecht als allgemeiner Ausdruck für die chemische Wirkung der Strahlen ungleicher Wellenlänge angesehen und chemische Curve genannt wurde. Denn wenn auch thatsächlich vom Licht abhängige chemische Prozesse vielfach durch blaue und ultraviolette Strahlen angeregt werden, so gilt dieses doch, wie Erfahrungen jüngerer Zeit lehrten, nicht allgemein[1], und ausserdem ist die in der lebenden Pflanze sich abspielende Kohlensäurezersetzung gleichfalls ein chemischer Prozess.

Stellen wir die an sich ziemlich ähnlichen Curven für Kohlensäurezersetzung in der Pflanze und für die durch unser Auge vermittelte Lichtempfindung nebeneinander, so wählen wir natürlich nur eine subjektive Sinnesempfindung, kein objektives Maass, zum Vergleiche, und wenn man den verschieden brechbaren Strahlen eine Wirkung vermöge ihrer Helligkeit zuschreibt, wie es Prillieux[2] und Baranetzky[3] thaten, so ist dieses ein ebensolcher Irrthum, als wenn man die Strahlen vermöge ihrer Farbe wirken lässt. Es handelt sich hier um so fundamentale Verirrungen hinsichtlich des Werthes subjektiver Wahrnehmung und Empfindlichkeit, dass eine weitere Widerlegung in einem botanischen Handbuch nicht geboten ist. Bequem und auch erlaubt ist es allerdings, zum Zwecke der Verständigung zu sagen, dass dieselben Strahlen, welche durch Vermittlung unseres Auges die grösste Helligkeitsempfindung hervorrufen, auch die bei der Kohlenstoffassimilation wirksamsten seien.

Beziehen wir, wie es korrekt ist, die ungleiche Wirkung qualitativ verschiedener Strahlen auf deren Brechbarkeit oder Wellenlänge, so veranlassen nur solche Strahlen Kohlensäurezersetzung, deren Wellenlänge zwischen $^{39}/_{100000}$ (äusserstes Violett) und $^{76}/_{100000}$ (äusserstes Roth) liegt. Mit der Wellenlänge nimmt, mit Bezug auf das prismatische Spektrum, die Kohlensäurezersetzung zunächst zu, um ungefähr in den Strahlen, deren Wellenlänge $^{58}/_{100000}$ ist, ihr Maximum zu erreichen und weiterhin wieder abzunehmen. Es ist dieses also ein analoges Verhältniss, wie es viele von der Temperatur abhängige Funktionen zeigen, welche nur innerhalb bestimmter Temperaturgrenzen von statten gehen, und bei einer zwischen diesen Grenzen liegenden Temperatur, dem Optimum, am ausgiebigsten verlaufen. Uebrigens besteht nicht für alle von Beleuchtung beeinflussten Funktionen dieselbe spezifische Beeinflussung durch Strahlen ungleicher Wellenlänge, denn z. B. im Heliotropismus, im Wachsen und in manchen anderen mechanischen Leistungen der Pflanze sind gerade die blauen und ultravioletten Strahlen die wirksamsten, während die Strahlen der minder brechbaren Hälfte des Spektrums nur geringen oder gar keinen Effekt erzielen.

Obgleich die Methode des Gasblasenzählens für die weniger wirksamen Strahlen relativ zu hohe Werthe liefert, so ist sie doch die beste, um zu bestimmen, welche Strahlen die wirksamsten sind, und welchen Verlauf im Allgemeinen die Curve für Kohlensäurezersetzung hat. Die im prismatischen Spektrum

---

1) Draper, Jahresb. d. Chemie 1872, p. 129; Schulz-Sellak, Bericht d. chem. Gesellschaft 1873, p. 44; Chastaining, Annal. d. chim. et d. phys. 1877, V sér., Bd. 11, p. 145.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, VI sér., Bd. 10, p. 305.

3) Bot. Ztg. 1871, p. 193. — Das Irrige dieser Auffassungen wurde dargethan von mir in Bot. Ztg. 1871, p. 319 und von Sachs, Arbeit. d. Bot. Instituts in Würzburg 1872, Bd. I, p. 276.

gewonnenen Zahlen können unmittelbar verglichen werden mit anderen, gleichfalls im prismatischen Spektrum gewonnenen Werthen, also mit den Curven für Wärme, Helligkeit, chemische Wirkung und dem Spektrum des Chlorophylls. Die relative Wirkung, welche im gemischten Licht den Strahlen verschiedener Brechbarkeit zukommt, wird dagegen durch die so gewonnenen Werthe nicht richtig angezeigt, weil die Dispersion für die stärker brechbaren Strahlen ansehnlicher ist, das Licht also so zu sagen in dem blauen Spektralbezirke mehr verdünnt wird, als in den minder brechbaren Strahlen.

Deshalb sind die empirisch gefundenen Werthe gegenüber dem Tageslicht, resp. dem objektivem Spektrum, für die blauen Strahlen relativ zu gering, doch wird durch entsprechende Correctionen im wesentlichen Verlaufe der Assimilationscurve nur in quantitativer Hinsicht eine Aenderung eintreten, wenn die Assimilationswerthe auf das objektive Spektrum bezogen werden. Unter alleiniger Berücksichtigung der Dispersion auf das objektive Spektrum umgerechnet, würden sich statt der zur Construction obiger Curve verwandten Werthe ungefähr folgende relative Gasblasenwerthe ergeben: Roth 33, Orange 50, Gelb 100, Grün 53, Blau-Violett (statt 42,7) 66.[1] Natürlich werden aber auch andere, im prismatischen Spektrum gemessene Werthe in entsprechender Weise modificirt, und bezogen auf das objektive Spektrum würde z. B. nach Draper, sowie nach Lundquist[2], das Wärmemaximum nahezu in den gelben Spektralbezirk fallen.

Der starken Dispersion der ultravioletten Strahlen halber und weil ohnedies bei schwacher Sauerstoffproduktion Gasblasen nicht ausgeschieden werden, muss es, trotz der negativen Befunde, dahin gestellt bleiben, ob den ultravioletten Strahlen die Fähigkeit, Kohlenstoffassimilation anzuregen, ganz und gar abgeht. Dagegen leisten auch die dem sichtbaren Roth benachbarten dunklen Wärmestrahlen nichts, da in den von mir in kohlensäurehaltiger Luft angestellten Versuchen hinter einer Lösung von Jod und Schwefelkohlenstoff, welche auch jene Strahlen hindurchliess, ebensoviel Kohlensäure gebildet wurde, wie im Dunklen.

Jedem Strahle bestimmter Brechbarkeit kommt hinsichtlich der Kohlensäurezersetzung eine spezifische Energie zu, welche dieselbe ist, wenn eine Strahlenqualität isolirt oder mit anderen Strahlen vereinigt im gemischten Licht zur Wirkung kommt[3]. Es ist dieses schon darnach zu vermuthen, dass in einem isolirten Spektralbezirke ausgiebig Sauerstoff producirt wird. Eine Bestätigung lieferten die unten mitgetheilten, mit Hülfe farbiger Medien angestellten Versuche, welche ergaben, dass die Summe der in isolirt zur Anwendung gekommenen Spektralbezirken zersetzten Kohlensäuremengen gleich war der Wirkung, welche in gemischtem Lichte erzielt wurde. Bedarf es hiernach bei der Kohlensäurezersetzung nicht des Zusammenwirkens von Strahlen verschiedener Brechbarkeit, so ist damit doch nicht gesagt, dass ein solches Zusammenwirken für

1) Vgl. Wolkoff, Botan. Jahresbericht 1877, p. 785.

2) Annal. d. Chemie u. Physik 1875, Bd. 155, p. 146.

3) Hiernach ist auch der von einigen Forschern ausgesprochene Irrthum zu berichtigen, eine aus dem Tageslicht isolirte Strahlengruppe leiste der geringen Intensität halber zu wenig. Natürlich nimmt aber mit steigender Intensität einer Strahlengruppe deren assimilatorische Wirkung zu.

die Gesammtentwicklung der Pflanze unnöthig oder bedeutungslos wäre. Einzelne Funktionen verlaufen ja auch ohne Sauerstoff in einem Organismus, welcher dieses Gas durchaus nicht entbehren kann, und nicht gerade in allen Funktionen ist jeder einzelne der anorganischen Nährstoffe nothwendig, welche die Pflanze zu ihrem normalen Fortkommen durchaus bedarf.

Wie durch das Tageslicht, wird auch durch künstliches Licht, natürlich aber nach Maassgabe der in demselben vereinigten Strahlen, Kohlensäurezersetzung bewirkt. In der That ist diese schon durch Lampenlicht oder Gaslicht, sofern nur genügende Intensität erreicht wird, in merklicher Weise hervorzurufen, und ebenso ist Sauerstoffproduktion in erheblichem Grade durch Magnesiumlicht, Kalklicht und elektrisches Licht zu erzielen[1]. Die Intensität des Mondlichtes, welche höchstens bis 1/300 000 des Sonnenlichtes ausmacht, ist zu gering, um merkliche Sauerstoffproduktion zu erzeugen. Wie in diesen Lichtquellen die Strahlengattungen im Allgemeinen in einem anderen Verhältniss vereinigt sind, als im Tageslicht, empfangen auch die bekanntlich noch tief unter dem Wasserspiegel in Seen und im Meere vorkommenden Pflanzen ein anders zusammengesetztes Licht, da die minder brechbaren Strahlen ansehnlicher, als die stärker brechbaren Strahlen, im Wasser absorbirt werden[2]. Man kann sich auch leicht überzeugen, dass beliebig polarisirtes Licht Gasblasenausscheidung bewirkt.

Die Untersuchungen von Daubeny (1836), Draper (1844), Cloez und Gratiolet (1851) und Sachs (1864) constatirten übereinstimmend die verhältnissmässig geringe assimilatorische Wirkung der blauen Hälfte des Spektrums und besonders aus Draper's Resultaten geht hervor, dass die Assimilationscurve und Helligkeitscurve einen ähnlichen Verlauf haben. Bis auf Draper, welcher auch das prismatische Spektrum benutzte, wandten die genannten Autoren farbige Medien an. Näheres ist in meiner Arbeit zu finden[3], in welcher auch gezeigt ist, dass Timirjaseff's Annahme (1869), die Kohlensäurezersetzung sei wahrscheinlich der Wärmevertheilung im Spektrum entsprechend, aus den Versuchen dieses Forschers nicht gefolgert werden kann. Ich selbst arbeitete mit einem dem in Fig. 27 (p. 188) abgebildeten ähnlichen Apparate, indem über den das Pflanzenblatt enthaltenden Theil der Messröhre eine mit farbiger Flüssigkeit gefüllte doppelwandige Glocke gestülpt wurde[4]. Indem zugleich eine der Glocken mit Wasser gefüllt war, wurde jedesmal der Assimilationswerth für farbiges Licht im Vergleich zu gemischtem Licht ermittelt. Die meisten Versuche wurden mit Blättern von Prunus laurocerasus angestellt und die Gasanalyse nach Entfernung des Blattes ausgeführt. Bei Versuchen mit Kupferoxydammoniak und Kalibichromatlösung, welche letztere die minder brechbare Hälfte mit dem grösseren Theil des Grün hindurchliess, während durch die blaue Lösung die übrige Hälfte des sichtbaren Spektrums passirte, wurde als Zersetzungswerth, den des gemischten Lichtes = 100 gesetzt, für die gelbe Lösung erhalten 88,6 und für die blaue 7,6 Proc., also in Summa 96,2. Hierbei ist aber keine Rechnung der durch Athmung producirten Kohlensäure getragen, welche mit Bezug auf

---

1) Experimente u. a. bei Prillieux, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 408; Heinrich, Versuchsstat 1870, Bd. 13, p. 153; Pfeffer, Period. Bewegungen der Blattorgane 1875, p. 33. Die negativen Resultate älterer Forscher (vgl. Sachs, Experimentalphysiologie p. 23) haben keine Bedeutung.

2) Vgl. hierüber Forel, Naturforscher 1876, p. 421; Moret, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 579; Kny, Sitzungsb. d. Gesell. naturf. Freunde in Berlin 16. Oct. 1877.

3) Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 1.

4) Doppelwandige Glocken wurden zuerst von Senebier (Physikal.-chemisch. Abhandlg. 1785, Bd. I, p. 7), später von Becquerel (La lumière 1868, Bd. 2, p. 278), ebenso von Sachs angewandt. — Farbige Flammen haben bis jetzt keine praktische Anwendung für unsern Zweck gefunden.

den Assimilationswerth im gemischten Licht eine negative Valenz von 13,2 Proc., nach einer Anzahl Versuche mit Blättern von Prunus laurocerasus, beträgt. Um diesen Werth muss also in jedem einzelnen Versuche der direkt gefundene procentische Zersetzungswerth erhöht werden, und dann würde der Assimilationswerth für Kalibichromat = 89,9, für Kupferoxydammoniak = 18,4, also Summa = 108,3. In einem wie im andern Falle ist die Uebereinstimmung befriedigend, um zu zeigen, dass die Summe der Wirkungen dieselbe ist, wenn die betreffenden Strahlengruppen vereint oder isolirt zur Anwendung kommen. Zu gleichem Resultate führten auch andere Versuche hinter farbigen Flüssigkeiten, in welchen sich folgende Zersetzungswerthe ergaben, wenn in a die direkt gefundene Kohlensäurezersetzung zu Grunde gelegt und in b die durch Athmung gebildete Kohlensäure wie oben in Rechnung gezogen wird.

	a	b
Roth + Orange . .	32,1	40,0
Gelb	46,1	40,7
Grün	15,0	13,3
Blau + Indigo + Violet	7,6	18,4
	100,8	112,4

Bei Verwendung farbiger Medien entspringt immer durch partielle Absorption der passirenden, resp. unvollkommene Absorption der zurückzuhaltenden Strahlen ein Fehler, welcher auch nur theilweise durch Bestimmung der Lichtschwächung, wofür seit jüngerer Zeit Methoden zur Verfügung stehen[1], zu eliminiren sein würde. Ferner muss bei gasometrischen Methoden mit verschiedenen Blättern operirt werden, welche bei sorgfältigster Auswahl, ja sogar bei Verwendung von Stücken desselben Blattes, erhebliche individuelle Differenzen hinsichtlich der Assimilationsthätigkeit ergeben; dieses fällt aber beim Zählen der Gasblasen hinweg, indem dasselbe Objekt vergleichend benutzt werden kann. Beim Operiren im prismatischen Spektrum kommt hinzu, dass bei geringer Menge zersetzter Kohlensäure relativ erhebliche analytische Fehler entstehen, während die Gasblasen in sehr lichtstarkem Spektrum mit genügender Genauigkeit gezählt werden können. Wie ich im Näheren in den Versuchen mit Elodea verfuhr, aus welchen die oben mitgetheilten Werthe gewonnen wurden, ist in der citirten Abhandlung nachzusehen. Mit Hülfe des durch Linsen concentrirten Sonnenlichts wurde bei einer Spaltweite von 2—3 mm ein Spektrum (Flintglasprisma) von 230 mm Länge erhalten, in welchem in 1/4 Minute im Gelb bis zu 28 Gasblasen kamen, wenn diese auf eine geringe Grösse regulirt wurden. So waren dann schon innerhalb kurzer Zeit verschiedene Spektralbezirke auf ihren Zersetzungswerth zu prüfen und durch Rückbringen des Objektes auf die Ausgangsstellung konnte die Constanz der Verhältnisse während der Versuchsdauer festgestellt werden.

In den oben mitgetheilten Mittelwerthen ist allerdings der durch Athmung entspringende Fehler nicht beachtet, doch ist einleuchtend, dass hierdurch, sowie durch die in § 40 erwähnten Fehlerquellen, das Wesen der Sache nicht beeinträchtigt wird. Da bei solchen vergleichenden Blasenzählen das Objekt immer dieselbe Stellung gegen die Achse der einfallenden Strahlen behielt, so entsprang auch aus der Verwendung einer quirlblättrigen Pflanze kein wesentlicher Fehler, und die kurze Dauer der Experimente schloss aus, dass etwa durch Lagenänderung der Chlorophyllkörner der Assimilationswerth modificirt wurde. Unter gebührender Berücksichtigung der Abweichungen, welche durch Versuchsbedingungen und verschiedene Umstände geboten sind, ergeben die von mir durch Gasblasenzählen im Spektrum und durch Kohlensäurezersetzung hinter farbigen Medien gewonnenen Zahlen ein dem Wesen der Sache nach ähnliches Resultat. Das secundäre Maximum, welches die Columne b (s. oben) für Blau + Indigo + Violet angezeigt, würde verschwinden, wenn auf jede einzelne dieser Strahlengruppen die zugehörige Ordinate eingestellt würde, ebenso ist zu beachten, dass in Roth + Orange eine weit grössere Summe von Strahlen zur Wirkung kam, als im Gelb. Der ansehnlicheren Wirkung der minder brechbaren Strahlen entsprechend, wird auch hinter einer Lösung von Kalibichromat schnell, hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak nur langsam oder gar nicht Stärke in dem Chlorophyllapparat gebildet[2].

1) Vierordt, Die Anwendung des Spektralapparates 1873, vgl. p. 88 u. 99.

2) Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 43; G. Kraus, ebenda 1869—70, Bd. 7, p. 518; Prillieux, Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 46.

Gibt es secundäre Maxima? Nur theoretische Erwägungen führten Lommel[1]) zu der Annahme, dass bei der Kohlensäurezersetzung diejenigen Strahlen am wirksamsten sein müssten, welche am stärksten absorbirt werden und zugleich eine hohe mechanische Intensität (Wärmewirkung) besitzen. Diese Annahme, nach welcher das Maximum der Kohlensäurezersetzung mit dem Absorptionsstreifen des Chlorophylls zwischen B und C zusammenfallen müsste (vgl. Fig. 29), suchte gleich darauf N. J. C. Müller[2]) durch Versuche zu stützen. Diese sind indess unzureichend und dürfen hier übergangen werden, da weiterhin Müller[3]) neue Belege beizubringen bestrebt war, die, unter Anwendung eines lichtstärkeren Spektrums, gleichfalls durch Bestimmung der in kohlensäurehaltiger Luft in Blättern zersetzten Kohlensäure gewonnen wurden. Während Müller in den erhaltenen Resultaten eine Bestätigung seiner Ansicht findet, lehren dieselben vielmehr, dass die ausgiebigste Kohlensäurezersetzung in den gelben Strahlen stattfand. Zum Belege stelle ich nachstehend sämmtliche Experimente dieses Forschers zusammen, in welchen vergleichungsweise die Zersetzungskraft der gelben Strahlen und der angeblich wirksamsten zwischen B und C geprüft wurde[4]). Die Zahlen geben die producirten Sauerstoffmengen in relativen Werthen an.

			B—C	Gelb
Versuch	Nr.	XX	3,78	4,65
»	»	XXIII	2,68	5,62
»	»	XXIV	5,33	6,81
»	»	XXV	3,68	0,27
»	»	XXVIII	2,82	6,27
»	»	XXX	4,77	5,41
		Summa	23,06	29,03.

Abgesehen von dem offenbar fehlerhaften Versuche XXV ist durchgehends die Kohlensäurezersetzung im Gelb, in welchem kein Absorptionsstreifen liegt, am ausgiebigsten und mit Hinweglassung dieses fehlerhaften Versuches würde sich als Summe für Gelb 28,76, für B—C aber nur 19,38 als relativer Assimilationswerth herausstellen. Fand ich nun auch nach den von Elodea in den betreffenden Spektralbezirken ausgeschiedenen Gasblasen die verhältnissmässige Zersetzungskraft zwischen Gelb und B—C wie 100 : 29,1[5]), so sind einmal verschiedene Gründe für solche Abweichung denkbar, und zudem wird hierdurch an dem Wesen der Sache und daran nichts geändert, dass Müller seine Hypothese durch seine eigenen Versuche widerlegt hat. Das ist auch dann noch der Fall, wenn thatsächlich ein secundäres Maximum zwischen B und C fallen sollte, wie das nach Müller's Versuchen der Fall sein würde, die man jedoch kaum für entscheidend in dieser Frage ansehen wird, weil eine nur beschränkte Zahl von Experimenten da nicht beweisend sein kann, wo die Versuchsobjekte so erhebliche individuelle Abweichungen der Zersetzungskraft zeigen. Mit empirischen Belegen ist für die Lommel-Müller'sche Hypothese nur noch Timirjaseff aufgetreten, nach dessen Resultaten die maximale Leistung der Strahlengruppe B—C zufallen soll, doch ist in dem mir allein zugänglichen Referate[6]) bemerkt, dass sich in der russisch geschriebenen Originalarbeit unerklärliche Widersprüche zwischen Zahlenbelegen und Text finden. In dem zwei Jahre später erschienenen Auszuge der russischen Arbeit[7]) beschreibt Timirjaseff wohl sehr ausführlich die analytischen Methoden und ergeht sich ausgedehnt in allgemeinen Erörterungen, bringt aber keine bestimmten Resultate seiner Untersuchungen und enthält sich schliesslich jeder definitiven Entscheidung (l. c. p. 396).

Auf Grund theoretischer Deduktionen kann aber nicht einmal mit besonderem Recht

---

1) Annal. d. Chemie u. Physik 1871, Bd. 144, p. 581. — Das Bestreben, einen Zusammenhang zwischen Chlorophyllspektrum und Assimilationswerth herzustellen, ist schon älter. So sprach Dumas (Essai de statique chim. d'êtres organisées 1824, p. 24) die blauen und stärker brechbaren, gleichfalls absorbirt werdenden Strahlen als die wirksamen an.

2) Botan. Unters. 1872, Bd. I, p. 3 ff. 3) Ebenda 1876, Bd. I, p. 383.

4) Ueber die relative Extinktion der Lichtstrahlen im Spektrum d. Chlorophylllösung vgl. A. v. Wolkoff, Die Lichtabsorption in den Chlorophylllösungen 1876.

5) Bot. Ztg. 1872, p. 457. 6) Botanischer Jahresbericht 1875, p. 779.

7) Annal. d. Chimie et de Phys. 1877, V sér., Bd. 12, p. 355.

auf eine hervorragende Bedeutung der im Chlorophyll absorbirt werdenden Strahlen geschlossen werden, da die Rolle, welche das Chlorophyll selbst im Assimilationsprozess spielt, noch unbekannt ist. Ausgelöscht werden natürlich die Arbeit leistenden Strahlen, doch wird überhaupt nur ein kleiner Bruchtheil des zugestrahlten Lichtes mit der Stärkebildung in potentielle Energie umgesetzt, und N. J. C. Müller (l. c. p. 339) vermochte keinen Unterschied zu finden, als er mittelst Thermosäule die Wärmewirkung hinter einem todten und lebenden Blatte von Camellia verglich.

Die Assimilationscurve wird übrigens kaum ganz gleichmässig und bei allen Objekten identisch verlaufen, obgleich für Elodea aus meinen Untersuchungen im Spektrum sich ergibt, dass erhebliche secundäre Maxima bei dieser Pflanze nicht bestehen. Denn erhebliche Maxima und Minima würden in der Zahl der Gasblasen sicher zum Ausdruck gekommen sein und werden mit dieser Methode immer weit eher als bei gasometrischen Messungen hervortreten, bei welchen die individuellen Differenzen der Objekte störend eingreifen. Wenn bei einer Spaltweite von 2 bis 3 mm die einzelnen Strahlengruppen nicht ganz separirt wurden, so war das Spektrum in meinen Versuchen doch für diese Zwecke rein genug und so rein wie in Müller's Experimenten, nach welchen, wie schon erwähnt, secundäre Maxima zu bestehen scheinen. Die Methode des Gasblasenzählens birgt übrigens keine Fehler in sich, welche bei korrektem Verfahren die secundären Maxima verdecken könnten, wie das N. J. C. Müller (l. c. p. 380) meint, dessen Einwände zumeist nicht einmal a priori gerechtfertigt sind und durch die in § 19 und 40 gegebene Kritik dieser Methode auch empirisch beseitigt werden. Gewisse, nach Qualität und Quantität verschiedene Abweichungen in der Assimilationscurve müssen indess wohl bestehen, denn wie ein Blatt zwar alle Strahlen, jedoch in ungleichem Grade geschwächt durchlässt, so gelangt ja auch zu den unter grünem Gewebe liegenden Gewebecomplexen ein Licht modificirter Zusammensetzung, und diese Zusammensetzung wird eine andere sein, wenn der Weg durch roth, blau oder anders gefärbte Zelllagen führt. Ebenso ist das von gefärbten Pflanzentheilen reflektirte Licht anders gefärbt als das Tageslicht, und die für jenes Licht gewonnene Assimilationscurve muss, wenn sie über das Spektrum des Tageslichtes construirt wird, unvermeidlich gewisse Abweichungen bieten. Es ist auch einleuchtend, dass ein Minimum sich an Stelle des Absorptionsstreifens B — C finden muss, wenn in einem durch Chlorophylllösung gegangenen Licht, nach prismatischer Zerlegung, die Assimilationswerthe der einzelnen Spektralbezirke bestimmt werden, und dass das Maximum der Kohlensäurezersetzung nach Roth rücken muss, wenn die Chlorophylllösung so gewählt wird, dass wesentlich nur noch rothe Strahlen passiren. So wird die Frage nach Entstehung eventueller secundärer Maxima, mag es sich um Assimilation oder um andere vom Licht abhängige Vorgänge handeln, unter Umständen eine Kenntniss der Qualität des Lichtes erfordern, welches zu einer jeden einzelnen mitwirkenden Gewebeschicht Zutritt findet.

Da ein weiteres Eingehen auf diese Durchleuchtung von Pflanzentheilen nicht geboten scheint, so verweise ich auf die bezügliche Arbeit von Sachs[1]) und die mit exakterer spektralanalytischer Methode ausgeführten Bestimmungen Vierordt's[2]). Auch durch Controle der Wärmewirkung lässt sich, wie es N. J. C. Müller[3]) that, der Extinktionskoefficient der Strahlen verschiedener Brechbarkeit bestimmen. Wenn es auf eine weitere Aufhellung der für Lichtwirkung empirisch gefundenen Thatsachen abgesehen ist, muss auch die Fluorescenz des Chlorophylls ins Auge gefasst werden, welche im lebendigen Blatte nach Hagenbach[4]) und Lommel[5]) nicht, dagegen nach N. J. C. Müller[6]) bestehen soll, und letzteres muss nicht unwahrscheinlich scheinen, da nach Pringsheim das Chlorophyll gelöst in den Chlorophyllkörnern enthalten ist.

---

1) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1861, Bd. 43, Abth. 2, p. 265. Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 447.

2) Die Anwendung des Spektralapparates zur Photometrie 1873, p. 72.

3) Botan. Unters. 1876, Bd. I, p. 378. — Vgl. auch Maquenne, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 943.

4) Annal. d. Chemie u. Physik 1870, Bd. 141, p. 255.

5) Ebenda 1871, Bd. 143, p. 579.

6) Botan. Unters. 1872, Bd. I, p. 11.

Verhalten bei verlängertem Aufenthalt in farbigem Licht. Da die Kohlenstoffassimilation nur eine einzelne Funktion vorstellt, so ist nicht a priori zu behaupten, dass Pflanzen in Lichtstrahlen, welche eine ausgiebige Kohlensäurezersetzung veranlassen, ihren ganzen Entwicklungsgang normal vollenden können. Thatsächlich bringen es aber Pflanzen in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums jedenfalls zu weitgehender Entwicklung und erheblicher Zunahme an Trockensubstanz, stehen jedoch in letzterem Punkte begreiflicherweise gegen die im gemischten Lichte entwickelten merklich zurück und nehmen eine etwas abweichende Gestaltung an, indem die Internodien eine gewisse Ueberverlängerung deshalb zeigen, weil namentlich die blauen Strahlen das zum Etiolement führende Wachsen der Internodien hemmen. Bei Cultur hinter einer Lösung von Kupferoxydammoniak, welche die blaue Hälfte des Spektrums einschliesslich einiger grünen Strahlen passiren lässt, vermag die zu geringe Kohlenstoffassimilation einen Gewinn an Trockensubstanz gar nicht oder in nur sehr geringem Grade zu Wege zu bringen. Die auf Gewinn organischer Nahrung durch Kohlensäurezersetzung angewiesenen Pflanzen gehen deshalb hinter Kupferoxydammoniak früher oder später zu Grunde, übrigens auch in jedem anderen Lichte (z. B. im Roth), in welchem eine zu geringe Menge organischer Substanz producirt wird.

Argumente, dass bestimmte Strahlengruppen, wenn sie isolirt zur Einwirkung kommen, einen direkt schädlichen Einfluss ausüben, bieten die bis dahin bekannten Thatsachen nicht. Gingen auch in Versuchen Bert's[1]) Mimosa pudica und ebenso andere Pflanzen hinter grünem Glase, welches neben grünen Strahlen etwas blau hindurchliess, wie es scheint, sogar etwas schneller als in blauen Strahlen zu Grunde, so hielten sich die Pflanzen immerhin etwas länger als in Dunkelheit. Doch kann hier nicht wohl die in grünen Strahlen schwächere Assimilationsthätigkeit allein bestimmend sein, sondern es müssen wohl diese Strahlen irgendwelche Funktionen nicht genügend anzuregen vermögen, welche zur Fortdauer der Lebensthätigkeit bei gewissen Pflanzen nöthig sind. Hierfür spricht auch die Beobachtung von G. Kraus[2]), dass hinter einer alkoholischen Lösung von Kupferchlorid, welche namentlich die grünen Strahlen hindurchliess, Mimosa pudica schneller ihre Reizbarkeit verlor, als in dem von Kupferoxydammoniak hindurchgelassenen blauen Licht und hinter einer Lösung von Kalibichromat. Zur bestimmten Entscheidung wird es indess unbedingt noch kritischer Untersuchungen bedürfen.

Versuche über das Wachsthum im farbigen Lichte, die übrigens wenig entscheidend ausfielen, wurden von Hunt[3]) angestellt. Fernerhin sind solche Experimente von Sachs[4]), A. Meyer[5]), R. Weber[6]) und Morgen[7]) ausgeführt werden, welche sämmtlich ein dem oben Mitgetheilten entsprechendes Resultat lieferten. Wenn demnach Macano[8]) die grösste Trockengewichtszunahme im violetten Licht fand, so wird diesem wohl die genügende Menge anderer Strahlen beigemengt gewesen sein.

Theoretisches.

§ 44. Eine bestimmte Einsicht in die vielleicht complicirte Kette molekularer Umlagerungen, durch welche Stärke als endliches Produkt aus Kohlensäure und Wasser gebildet wird, ist zur Zeit noch nicht gewonnen, wie das schon in § 37 hervorgehoben wurde. In diesem ist auch betont, dass der Assimilationsprozess auf Grund der Thatsachen nur als eine Funktion des Chlorophyllapparates in der lebendigen Zelle angesprochen werden darf, und es vor-

---

1) Recherch. s. l. mouvem. d. l. sensitive 1870, p. 28. Separatabz. aus Mém. d. l'Académ. d. Bordeaux Bd. VIII; ebenso Compt. rend. 1870, Bd. 70, p. 338 und ebenda 1871, Bd. 73, p. 1444. — Gleiche Resultate berichtet Baudrimont ebenda 1872, Bd. 74, p. 471.

2) Bot. Ztg. 1876, p. 508. 3) Ebenda 1851, p. 319.

4) Ebenda 1864, p. 371 u. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1871, Bd. I, p. 56.

5) Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 396. 6) Ebenda 1875, Bd. 18, p. 18.

7) Bot. Ztg. 1877, p. 579. 8) Ebenda 1874, p. 544.

läufig ganz unbestimmt bleiben muss, welche bestimmte Rolle in diesem Prozesse das Chlorophyll spielt. Indem in dem fortbestehenden Chlorophyllapparat unter dem Einfluss des Lichtes organische Substanz producirt wird, ist dessen Thätigkeit wenigstens insofern mit der Wirkung gewisser Fermente zu vergleichen, als in beiden Fällen ohne merkliche Abnutzung der vermittelnden Körper relativ grosse Stoffmengen chemisch umgewandelt werden. Erscheint nun auch der wirkende Körper unverändert, so kann dieser deshalb doch während der Aktion fortwährende Umsetzungen erfahren, wie das z. B. auch der Fall ist, wenn mit Hülfe von Schwefelsäure — die wie ein Ferment wirkt — eine verhältnissmässig grosse Menge Alkohol in Aether umgewandelt wird. So werden wohl auch die endlich Stärke bildenden Atome und Moleküle in irgend einer Phase des Assimilationsprozesses nicht einfach mechanisch in dem Chlorophyllapparat vertheilt, sondern integrirende Bestandtheile dieses gewesen sein, die weiterhin abgespalten wurden.

Dass aus der Schnelligkeit, mit welcher Stärke als Produkt der Assimilation auftritt, nicht auf eine nur beschränkte Zahl von Einzelprozessen geschlossen werden darf, können schon viele in der Industrie gebräuchliche Maschinen lehren, welche trotz einer Anzahl aufeinanderfolgender Proceduren doch schnell das gewünschte Endprodukt liefern. Selbst wenn die Kohlenstoffassimilation auf eine möglichst geringe Zahl von Einzelprozessen eingeschränkt wäre (vorläufig gibt es freilich keinen Grund, dieses anzunehmen), so dürften doch mindestens die Abspaltung von Sauerstoff und die Vorgänge, durch welche aus Kohlensäure und Wasser (oder aus einem dieser Stoffe) reducirte Körper entstehen, getrennte, wenn auch zeitlich unmittelbarst mit einander verbundene Akte sein. Welcher dieser Akte der vorausgehende sein dürfte, lässt sich auch dann nicht wahrscheinlich machen, wenn man auf Grund derzeit bekannter chemischer und physikalischer Thatsachen ein Urtheil fällen wollte. Freilich vermögen ja Lichtstrahlen z. B. aus Quecksilberoxyd Sauerstoff abzuspalten, doch entsteht solcher auch durch die Einwirkung von wenig Cobaltoxyd aus unterchlorigsaurem Calcium und die Sauerstoffentwicklung wird in diesem Falle so lange dauern, als unterchlorige Säure zugeführt wird; endlich sei auch daran erinnert, dass Wasserstoffsuperoxyd sowohl oxydirende als mit Sauerstoffentwicklung verbundene reducirende Wirkungen hervorzubringen vermag. So wenig diese Thatsachen dem Assimilationsprozess sich anschliessen, so vermögen sie doch wenigstens zu versinnlichen, dass in diesem Prozesse sowohl durch reducirende, als auch durch oxydirende unmittelbare Wirkung der Lichtstrahlen die Entwicklung von Sauerstoff und damit die Bildung reducirter Körper erzielt werden könnte. Mit Entstehung solcher sind aber Spannkräfte in den Organismus eingeführt, gleichviel welche fernere Molekularprozesse die Produktion der endlich auftretenden Assimilationsprodukte herbeiführen.

Mit dem Gesagten ist zugleich gekennzeichnet, dass durchaus nicht alle einzelnen Prozesse der Kohlenstoffassimilation vom Licht abhängig sein müssen. Es ist aber auch auf Grund der Thatsachen nicht mit Sicherheit zu behaupten, dass ein Assimilationsprozess die gesammte Produktionsarbeit durch für unser Auge wahrnehmbare Strahlen geleistet wird. Denn unentbehrlich sind diese auch dann, wenn sie durch nur auslösende Wirkung Dispositionen schaffen, und wenn die hiermit eingeleiteten Prozesse eine Temperaturerniedrigung herbei-

führen, so ist damit zugleich die Möglichkeit gegeben, dass, ohne auf anderem Wege hergestellte Temperaturdifferenz, Wärme in Arbeit verwandelt wird. Wohl mag man es als wahrscheinlicher ansehen, dass die sichtbaren Lichtstrahlen die Gesammtarbeit leisten, deren denkbar geringster Werth aus der Verbrennungswärme der Stärke zu ersehen ist, doch darf man das Hypothetische der Annahme nicht vergessen, welches auch nicht durch einfache Kenntniss eines bestimmten Verhältnisses zwischen Lichtstärke und Kohlensäurezersetzung zu beseitigen ist[1]. Den von der Sonne unserem Planeten zugesandten Strahlen entstammt übrigens die mit der producirten organischen Substanz in den Organismus eingeführte potentielle Energie auch dann, wenn dunkle Wärmestrahlen arbeitsleistend bei der Kohlensäurezersetzung mitwirken.

Muss auch der funktionsfähige Chlorophyllapparat zunächst aus präexistirendem organischen Materiale gebildet werden, so ist doch damit nicht ausgeschlossen, dass Stoffe, welche auf diesem Wege entstanden, in der Folge Produkte der Assimilation sind, der schliesslich indirekt alle in einer Pflanze gegebenen organischen Stoffe entstammen. Da präformirte Stärke in sich bildende Chlorophyllkörner öfters eingeschlossen wird, so kennen wir für diese thatsächlich jenen doppelten Ursprung im Chlorophyllapparat, während für einen anderen Körper solches nicht mit voller Sicherheit behauptet werden kann. Die von Gerland[2] und von Sachsse[3] vertretene Ansicht, nach welcher der Chlorophyllfarbstoff das erste Produkt der Kohlenstoffassimilation sei, kann bis dahin nicht als eine durch Wahrscheinlichkeitsgründe gestützte Hypothese angesehen werden, ebenso nicht aus den § 38 angeführten Gründen die Theorie Pringsheim's, welche Hypochlorin als nächstes Assimilationsprodukt ansieht. Doch sprechen bessere Gründe auch nicht für die Annahme Wiesner's[4], nach welcher der Chlorophyllfarbstoff der Kohlensäure Sauerstoff entrisse[5]. Die Gründe, warum wir das Chlorophyll nicht einfach wie ein durch Absorption von Lichtstrahlen wirksames Schutzmittel ansehen können, wie Pringsheim will, sind früher erörtert. Jeder Begründung entbehrt die Vermuthung Horsford's[6], das in dem Chlorophyll enthaltene Eisenphosphat wirke reducirend auf Kohlensäure.

Verfolgten die angeführten Hypothesen wesentlich die Tendenz, die Rolle

---

1) Vgl. Köppen, Wärme u. Pflanzenwachsthum 1870, p. 63. A. Mayer, Lehrbuch d. Agrikulturchemie 1871, p. 31.

2) Annal. d. Chemie u. Physik 1871, Bd. 143, p. 610 u. 1873, Bd. 148, p. 99.

3) Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe, Kohlehydrate etc. 1877, p. 61; vgl. dessen Phytochem. Untersuchg. 1880, I, p. 3. — Aehnliche Ansichten auch schon bei Moret, Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 168 u. 231. Dagegen lässt Mulder (Physiolog. Chemie 1844—51, p. 294) Chlorophyll und Wachs unter Sauerstoffausscheidung aus Stärke entstehen (vgl. hierzu Mohl, Bot. Ztg. 1855, p. 113). — Auch Draper (Annal. d. Chim. et d. Phys. 1844, III sér., Bd. 11, p. 224) sieht das Chlorophyll als einen während der Assimilationsthätigkeit Umsetzungen erleidenden Körper an.

4) Unters. über d. Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1874, Bd. 69, Abth. I, p. 59 d. Separatabzgs. — vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 166.

5) Die Hypothesen von C. Kraus (Flora 1875, p. 269) und Timirjaseff (Bot. Ztg. 1875, p. 472) sind an den citirten Orten zu finden.

6) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1873, Bd. 77, Abth. 2, p. 436. — Die phantastischen Hypothesen von Risler (Jahresb. d. Chem. 1859, p. 560) und von Benkovich (Annal. d. Physik u. Chemie 1875, Bd. 154, p. 468) darf man auf sich beruhen lassen.

des durch seine Farbe auffallenden und deshalb wohl zu einseitig in den Vordergrund gedrängten Chlorophylls zu erklären, so gehen andere Spekulationen mehr darauf aus, die chemischen Umlagerungen im Assimilationsprozess zu erfassen. A. Bayer[1]) sucht nahezulegen, dass unter Reduktion von Kohlensäure zunächst Formaldehyd und aus diesem durch Polymerisirung Kohlehydrate entstehen, Erlenmeyer[2]) möchte die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd und Ameisensäure als ersten Akt der Kohlenstoffassimilation ansehen. Die Annahme Liebig's, nach welcher durch allmähliche Desoxydation zunächst organische Säuren und weiterhin aus diesen Kohlehydrate gebildet werden sollen, trat zunächst nur als Vermuthung auf[3]) und nahm erst späterhin positivere Form an[4]), ohne dass irgendwelche zu Gunsten der Theorie sprechende Fakta mittlerweile bekannt geworden wären. Mit bestimmter Einsicht in den Assimilationsprocess wird auch eine sichere Antwort auf die früher vielfach discutirte Frage[5]) möglich sein, ob der producirte Sauerstoff dem Wasser oder der Kohlensäure entstammt. Mit Thatsachen gestützt kann keine dieser Hypothesen werden, und wenn einmal der Chemie thatsächlich die Darstellung von Kohlehydraten aus Kohlensäure und Wasser gelungen sein wird, muss deshalb noch nicht derselbe synthetische Weg in der Pflanze eingeschlagen werden. Die theoretische Spekulation wird freilich unentbehrlich bleiben zur Auffindung experimenteller Wege, die geeignet erscheinen, um tiefer in die noch dunkle Mechanik der Kohlenstoffassimilation einzudringen.

Anhang. Einige Eigenschaften des Chlorophyllapparates.

§ 45. Im Vorhergehenden wurde nur soweit auf den Chlorophyllkörper eingegangen, als es bei der derzeitigen Sachlage geboten schien, und auch hier können die Eigenschaften des Chlorophyllapparates und seiner Bestandtheile nicht ausgedehnt dargestellt werden. Was von den zahlreichen Details, welche insbesondere über das Chlorophyll bekannt sind, fernerhin physiologisch bedeutungsvoll werden kann, lässt sich nicht abschätzen, eine einfache Beschreibung chemischer und optischer Reaktionen — mag es sich nun um Chlorophyll oder um einen beliebigen andern Körper handeln — entspricht dem Zwecke dieses Buches nicht. Auch soll hier nicht behandelt werden, wie in morphologischer Hinsicht durch einen Differenzirungsprozess im Protoplasma die Chlorophyllkörner entstehen[6]), über deren anatomischen Aufbau die in § 37 und 38 gemachten kurzen Bemerkungen genügen mögen.

Zum Ergrünen bedarf es, wie die im Dunklen vergeilten Pflanzen lehren, der Beleuchtung, doch entstehen bei Lichtabschluss, während die Bildung des Chlorophylls unterbleibt, durch Etiolin gelblich gefärbte Chlorophyllkörper,

---

1) Berichte d. chem. Gesellschaft 1870, Bd. III, p. 66.
2) Ebenda 1877, Bd. 10, p. 634.
3) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, I. Aufl., p. 63 und 1845, V. Aufl., p. 49.
4) Ebenda 1876, IX. Aufl., p. 30.
5) Vgl. z. B. Treviranus, Physiologie 1835, Bd. I, p. 529.
6) Näheres bei Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 362 und in den § 38 citirten Arbeiten.

welche im Licht direkt ergrünen[1]. Eine Ausnahme machen indess die Nadelhölzer, deren im Dunklen keimende Samen, wie von Sachs[2]) nachgewiesen wurde, normal gebaute und ergrünende Chlorophyllkörner ausbilden. Jedoch ergrünen nicht alle Coniferen im Dunklen, da nach Wiesner[3]) die Keimpflanzen von Larix europaea etioliren, und vielleicht ist die Chlorophyllbildung auf Keimpflanzen — unter denen übrigens Wiesner vereinzelte etiolirte fand — beschränkt, da Frank[4]) kein Ergrünen beobachtete, als die Winterknospen verschiedener Nadelhölzer bei Lichtabschlusse zum Austreiben gebracht wurden. Ausserdem sind keine Beispiele für eine Chlorophyllbildung im Dunklen bekannt, denn die Entwicklung grüner Blätter bei manchen Farnkräutern und Moosen scheint auf die Entwicklung schon zuvor im Licht ergrünter Pflanzentheile zu fallen[5]. Bei den obengenannten Pflanzen, ebenso bei Cactus[6], Nadelhölzern[7]) u. a. kann sich die grüne Farbe bei vollkommenem Lichtabschluss monatelang erhalten, während bei anderen Pflanzen oft schon nach wenigen Tagen Entfärbung eintritt, und mehr oder weniger bald darauf die Chlorophyllkörper verschwinden, indem die sie aufbauende Masse scheinbar im Protoplasma sich vertheilt. Dieses geschieht endlich auch in den im Dunklen ergrünten Keimpflanzen von Coniferen[8]) und ebenso in Keimpflanzen anderer Gewächse, in denen zunächst auf Kosten von Reservestoffen nicht ergrünende Chlorophyllkörner entstanden.

Durchgehends kommt schon bei sehr geringer Helligkeit ein merkliches Ergrünen zu Stande, doch wird auch anderseits in allzuschwachem Lichte Chlorophyll allmählich zerstört[9]. Da solche Zerstörung lehrt, dass im Dunklen der Chlorophyllfarbstoff durch irgend welche Einwirkungen in andere Körper übergeführt wird, so dürfen wir wohl derartigen hemmenden Einflüssen zuschreiben, dass bei Lichtentziehung die angestrebte Chlorophyllbildung unterbleibt, welche bei solcher Annahme allgemein vom Licht direkt unabhängig sein könnte.

Schon in § 42 ist mitgetheilt, wie nach den Beobachtungen Pringsheim's das Chlorophyll durch concentrirtes Sonnenlicht ohne gestaltliche Aenderung der Chlorophyllkörner, jedoch nur wenn Sauerstoff zugegen ist, zerstört wird, und ein gleiches Verhalten zeigt nach Wiesner[10]) auch eine alkoholische Lösung

---

1) Näheres Sachs, Flora 1862, p. 162 und Bot. Ztg. 1862, p. 366.

2) Lotos 1859 und Flora 1864, p. 505; Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 258; Pringsheim, Ueber das Hypochlorin u. s. w. 1879, p. 20. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akadem. — Die Einwände Böhm's (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1863, Bd. 47, Abth. 2, p. 347) und P. Schmidt's (Einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen 1870, p. 18) haben keine Bedeutung.

3) Die Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 117.

4) Die natürl. wagerechte Richtung von Pflanzentheilen 1870, p. 27.

5) Vgl. P. Schmidt l. c.; Frank l. c. p. 66 für Lophoclea.

6) Sachs, Flora 1862, p. 218; Bot. Ztg. 1864, p. 290.

7) Wiesner, Unters. über die Beziehung d. Lichtes zum Chlorophyll 1874, p. 49. Separatabzg. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 69, Abth. I.

8) Sachs, Lehrbuch 1874, IV. Aufl., p. 714 Anmerkung.

9) Literatur Sachs l. c., Wiesner, Die Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 61; Batalin, Bot. Ztg. 1871, p. 677. — Tessier's Angabe (Mémoir. d. l'Académie royale d. sciences 1783, p. 133), Ergrünen erfolge schon im Mondlicht, ist in jüngerer Zeit nicht wieder geprüft.

10) L. c. 1874, p. 42.

von Chlorophyll im Lichte. Wie Verdunklung wirkt auch intensives Licht durchaus local, zerstört aber den Farbstoff unwiederbringlich, ohne das Leben der Zelle nothwendig zu vernichten. Indess dürften doch nach Beobachtungen Batalin's [1], Askenasy's [2] und Wiesner's [3] Zerstörung und Neubildung von Chlorophyll zwei nebeneinander laufende Prozesse sein, wenn nur gewöhnliches Sonnenlicht eine partielle Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes erzielt [4]. Ein hierdurch herbeigeführtes Abblassen scheint bei niederer Temperatur nach den Beobachtungen G. Haberlandt's [5] deshalb bemerklicher zu werden, weil die Zerstörung durch Licht fortdauert, während die Neubildung von Chlorophyll aufhört oder wenigstens relativ stark gehemmt ist. Uebrigens bringt Kälte noch anderweitige Veränderungen in der Färbung der Gewächse hervor, auf welche hier nicht eingegangen werden kann.

Die Zerstörung des Chlorophylls in concentrirtem Sonnenlicht wird nach Pringsheim durch alle sichtbaren Strahlen des Spektrums, insbesondere energisch durch die stärker brechbaren Strahlen veranlasst. Ebenso stimmen die Erfahrungen von Gardner, Guillemin, Sachs [6], Wiesner darin überein, dass sämmtliche sichtbare Strahlen Ergrünen bewirken. Wenn nicht von allen Forschern dieselben Strahlen als die wirksamsten befunden wurden, so findet dieses wohl seine Erklärung in den Beobachtungen Wiesner's [7], nach welchen bei Verwendung derselben gefärbten Lösungen bei hoher Lichtintensität das Ergrünen schneller in den stärker brechbaren Strahlen, bei geringerer Lichtintensität aber umgekehrt in den schwächer brechbaren Strahlen erfolgt. Die Angaben Guillemin's, dass auch die dem sichtbaren Spektrum nächst benachbarten ultrarothen Strahlen Ergrünen bewirken, fand Wiesner [8] nicht bestätigt, welcher indess gleichfalls eine merkliche Chlorophyllbildung in den ultravioletten Strahlen des Sonnenspektrums constatirte. Nach den Beobachtungen dieses Forschers müssen die zum Versuch dienenden, im Dunklen erzogenen Pflanzen gegen eine auch nur kurze Beleuchtung geschützt werden, da in diesem Falle ein gewisses Ergrünen im Ultraroth stattfinden kann, welches also hiernach nicht ohne jeden Einfluss auf die Chlorophyllbildung zu sein scheint [9].

Eine zu merklichem Wachsen genügende niedere Temperatur ist sehr gewöhnlich nicht ausreichend, um die Entstehung des Chlorophylls zu gestatten, so dass, wie Sachs [10] zeigte, die bei geeigneter niederer Temperatur sich entwickelnden Pflanzentheile nicht grün gefärbt sind. Während bei solcher nie-

---

1) Bot. Ztg. 1872, p. 292 u. 1874, p. 435. 2) Ebenda 1875, p. 460.

3) Die natürl. Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls 1876, p. 21. Separatabz. a. d. Festschrift d. zool.-bot. Gesellschaft in Wien.

4) Ueber das schnellere Ergrünen im Licht mittlerer Intensität vgl. Sachs, Flora 1862, p. 214, u. Famintzin, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 47.

5) Unters. über d. Winterfärbung ausdauernder Blätter 1876, p. 10. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. Bd. 72, Abth. I. — Die weitere Literatur ist in dieser Arbeit und bei Wiesner (Einrichtungen zum Schutze d. Chlorophylls p. 16) citirt.

6) Bot. Ztg. 1864, p. 353. Die übrige Literatur ist hier mitgetheilt.

7) L. c. 1874, p. 52. 8) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 39.

9) Vgl. auch Wiesner, Die heliotrop. Erscheinungen im Pflanzenreich 1878, p. 194 Anmerkung.

10) Flora 1864, p. 497. — Die Existenz eines Optimums der Temperatur ist von Wiesner (Entstehung des Chlorophylls 1877, p. 95) nachgewiesen.

deren Temperatur Chlorophyll nicht entsteht, wird hingegen durch Lichtwirkung die Produktion von Etiolin in erheblicher Weise nach Elfving[1]) vermehrt.

Wie in § 51 noch spezieller mitgetheilt wird, ist Eisen nicht nur nöthig, um Ergrünen, sondern auch um die Differenzirung der Chlorophyllkörper aus dem Protoplasma zu ermöglichen, denn nach A. Gris[2] unterbleibt bei Eisenmangel diese Differenzirung ganz oder kommt nur andeutungsweise zu Wege. Das Eisen scheint übrigens nach Wiesner[3]) in organischer Verbindung im Chlorophyll selbst und ebenso im Etiolin enthalten zu sein, da im Benzolauszug Eisen nicht direkt, wohl aber in der Asche des Trockenrückstandes mit Ferrocyankalium und Rhodankalium nachgewiesen werden konnte. Andern noch unbekannten Ursachen entspringt es natürlich, wenn unter sonst normalen Vegetationsbedingungen die Bildung des Chlorophylls ganz oder theilweise in gewissen Pflanzen unterbleibt.

Wenn in einer 30 Proc. und mehr Kohlensäure enthaltenden Luft nach Böhm[4]) das Ergrünen unterbleibt, so ist dieses offenbar ein durch die nachtheilige Wirkung jenes Gases hervorgerufener pathologischer Prozess, denn Sauerstoff, welcher allerdings zum Ergrünen nöthig ist, war in immerhin ausreichender Menge vorhanden. Die etwas verminderte Kohlensäurebildung, welche nach Wiesner[5]) zuvor im Dunklen gehaltene und etiolirte Keimpflanzen ergeben, kann nicht wohl, wie es der genannte Autor möchte, in genetische Beziehung zu den Chlorophyll liefernden chemischen Metamorphosen gebracht werden, da dieses Resultat durch geringe Assimilationsthätigkeit des ja bald in kleiner Menge erzeugten Chlorophylls oder auch andere Ursachen herbeigeführt sein mag[6]).

Aus den eingangs erwähnten Gründen wird hier nicht auf die optischen und chemischen Eigenschaften und Reaktionen der Chlorophyllfarbstoffe eingegangen, über welche eine ausgedehntere Darstellung bei Sachsse (Chemie und Physiologie der Farbstoffe u. s. w. 1877) zu finden ist. Nach den neueren Untersuchungen dieses Forschers[7]) und den Beobachtungen Hoppe-Seyler's[8]) an einem krystallisirenden, offenbar von dem Chlorophyllgrün abstammenden Körper ist endlich als gewiss anzunehmen, dass das Chlorophyll ein stickstoffhaltiger Körper ist. Das Chlorophyll ist, wie schon bemerkt wurde, in den Chlorophyllkörpern gelöst, und das Spektrum lebender Pflanzentheile stimmt, abge-

---

1) Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg 1880, Bd. I, p. 495.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 201.

3) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 18. — Vgl. auch Verdeil, Compt. rend. 1851, Bd. 33, p. 689.

4) Ueber den Einfluss d. Kohlensäure auf das Ergrünen 1873, p. 14. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wiener Akad. Bd. 58, Abth. I. Gleiches wurde schon beobachtet von Moret (Annal. d. scienc. naturell. 1849, III sér., Bd. 13, p. 206.

5) L. c. 1877, p. 99.

6) Die vermeintliche Entstehung von Chlorophyll im Dunklen bei Gegenwart von Methylalkohol, welche C. Kraus (Versuchsstat. 1877, Bd. 10, p. 416) angibt, ist durch Stohr (Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis 1879, p. 25. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akadem. Bd. 59, Abth. I) als Irrthum dargethan worden.

7) Sachsse, Phytochem. Untersuchg. 1880, I, p. 1.

8) Botan. Ztg. 1879, p. 815, abgedruckt aus Zeitschrift für physiol. Chemie Bd. III, Heft 5. — Vgl. auch Gautier, Compt. rend. 1879, Bd. 89, p. 861.

sehen von den durch das Lösungsmedium gebotenen Verschiebungen, nach G. Kraus[1]) mit dem alkoholischer Chlorophylllösung überein (vgl. Fig. 29 p. 211). Für grüne Pflanzen hat sich durchgehends das Spektrum der gewonnenen Chlorophylllösung identisch erwiesen, und wenn für Oscillaria[2]), Florideen, Fucaceen[3]) u. a. Pflanzen mit anders als grün gefärbten Chlorophyllkörpern kleine Abweichungen gefunden wurden, so ist doch noch nicht definitiv entschieden, ob diese Differenz durch eine qualitative Verschiedenheit des Chlorophylls oder durch gewisse Beimengungen bedingt ist, welche durch die zur Reinigung angewandten Ausschüttelmethoden nicht entfernt werden konnten. Uebrigens ist die abweichende Färbung der Chlorophyllkörner durch andere, neben dem Chlorophyll vorhandene Farbstoffe bedingt.

Wir gehen hier auch nicht auf die Frage ein, ob der durch Schütteln alkoholischer Chlorophylllösung (Rohchlorophyll nach Wiesner) mit Benzin u. s. w. gewinnbare gelbe Farbstoff, den Kraus Xanthophyll nannte, mit Etiolin, dem gelben Farbstoffe vergeilter Pflanzen, identisch ist oder, wie Pringsheim[4]) will, sich von diesem unterscheidet. Die physiologische Frage, ob aus dem Etiolin das Chlorophyll hervorgeht, ist zwar nicht in unzweifelhafter Weise gelöst, doch sprechen die Erfahrungen für solchen genetischen Zusammenhang. Als Wiesner[5]) durch geeignete Ausschüttelversuche den Etiolingehalt in alkoholischen Lösungen annähernd bestimmte, welche aus etiolirten Keimpflanzen gewonnen wurden, nachdem die einen im Dunklen geblieben, die anderen bis zum Ergrünen beleuchtet worden waren, konnte er in diesen letzteren zumeist einen geringeren Gehalt an Etiolin (Xanthophyll) bemerken. Da diese Differenz sich nach einiger Zeit ausglich, so würde als Ersatz für das zur Chlorophyllbildung verwandte Xanthophyll eine neue Quantität am Lichte entstehen müssen. Die Aehnlichkeit, welche nach Pringsheim das Spektrum des Etiolins, bei Anwendung genügend dicker Schicht der Lösung bietet, kann über den genetischen Zusammenhang nicht endgültig entscheiden, da, wenn wir auch die Verwandtschaft beider Körper zugeben, deshalb doch das Chlorophyll aus irgend welchen anderen Körpern entstehen könnte, während das Etiolin uns in dem nach Kraus mit diesem identischen Xanthophyll entgegenträte.

Abschnitt II. **Aufnahme organischer Nahrung.**

Welche Pflanzen nehmen organische Stoffe auf?

§ 46. Allen Pflanzen, welche organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser überhaupt nicht oder in ungenügender Menge produciren, muss durchaus organische Nahrung von Aussen zugeführt werden, doch nehmen manche reichlich chlorophyllführende Pflanzen, in denen der Prozess der Kohlenstoff-

1) Zur Kenntniss der Chlorophyllfarbstoffe 1872, p. 47.

2) Kraus l. c., p. 106.

3) Pringsheim, Untersuchg. über das Chlorophyll II. Abth. 1876, p. 7. Separatabz. aus Monatsb. d. Berlin. Akademie. — Vgl. ferner Reinke, Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. 10, p. 414; Nebelung, Bot. Ztg. 1878, p. 417.

4) L. c., I. Abth. 1874.

5) Entstehung d. Chlorophylls 1877, p. 25.

assimilation in ausgiebigem Maasse thätig ist, nebenbei etwas organische Nahrung aus ihrer Umgebung auf, oder sind wenigstens hierzu befähigt, ohne auf solche Zufuhr organischer Stoffe angewiesen zu sein. Uebrigens ernähren sich manche Pflanzen, deren autochthone Assimilationsprodukte fernerhin ausreichen, in gewissen Entwicklungsphasen mit aufgenommenem organischen Material, wie z. B. die aus Endosperm Nahrung beziehenden Keimpflanzen und einzelne Orchideen, deren Rhizome zunächst unterirdisch leben und erstarken.

Die ihre Nahrung aus todten Massen, aus Lösungen, aus Humusboden, aus Leichen von Pflanzen oder Thieren beziehenden Pflanzen können wir Saprophyten nennen, im Gegensatz zu den Parasiten, welche lebendigen Organismen ihre Nahrung ganz oder theilweise entnehmen, indem sie in denselben als Endophyten oder auf denselben als Epiphyten leben[1]. Durch diese Trennung soll indess keine scharfe Unterscheidung gekennzeichnet sein, da gewisse Pflanzen sowohl saprophytisch als auch parasitisch zu leben vermögen, und manche Fälle wohl besser als bestimmte Modi der Nahrungsaufnahme unterschieden werden. Denn nehmen wir, wie es üblich ist, eine Benachtheiligung des Wirthes durch die Parasiten an, so können diesen nicht wohl die Flechten zugezählt werden, in welchen bekanntlich die Symbiose[2] von Algen und Pilzen beiden Componenten Vortheile gewährt, indem ja viele Flechtenarten an Standorten fortkommen, auf denen weder die isolirten Algen, noch die Pilze zu gedeihen vermögen. Auch kann die Entnahme von Nahrung aus dem Endosperm seitens der Keimpflanze nicht wohl schlechthin als Parasitismus bezeichnet werden, denn dann dürfte man consequenterweise auch die Zuführung von Nahrung aus den Blättern zu den Wurzeln und überhaupt alle die Fälle so nennen, in denen ein Organ von einem andern Organe derselben Pflanze mit Nahrung versorgt wird.

Durchaus angewiesen auf organische Nahrung sind die kein Chlorophyll enthaltenden Pilze, ebenso die chlorophyllfreien Phanerogamen, von denen hier Epipogium Gmelini (Saprophyt), Cuscuta (Parasit) und Monotropa (Saprophyt und Parasit) genannt sein mögen. Etwas Chlorophyll enthalten die parasitisch lebenden Orobanchen und die saprophytisch Nahrung aufnehmende Neottia nidus avis. Wenn diese Pflanzen Beispiele bieten, dass die durch Kohlensäurezersetzung producirte organische Substanz jedenfalls unzureichend ist, so stellt Viscum album einen evidenten Parasiten vor, welcher reichlichst Kohlensäure zersetzt. Ebenso kommen chlorophyllreiche Rhinanthaceen, wie Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia, ferner Thesium (Santalaceae) nur fort, wenn die im Boden sich verbreitenden Wurzeln nebenbei Haustorien in Rhizome und Wurzeln anderer Pflanzen treiben. Da diese Pflanzen Kohlehydrate reichlich produciren, so kann ihre parasitische Lebensweise wohl nicht durch die Nothwendigkeit, stickstofffreies Material von Aussen aufnehmen zu müssen, bedingt sein, und es liegt die freilich der experimentellen Bestätigung bedürftige Annahme am nächsten, dass es auf den Gewinn organischer Stickstoffverbindungen oder vielleicht auch organischer Verbindungen gewisser Aschenbestandtheile abgesehen, resp. eine solche Aufnahme nothwendig ist. In der That sind niedere Pilze bekannt, welche organische Stickstoffverbindungen nöthig haben oder nur

---

1) Vgl. de Bary, Morphol. u. Physiol. d. Pilze 1866, p. 213.

2) Diese Bezeichnung wurde eingeführt von de Bary, Die Erscheinung d. Symbiose 1879.

mit solchen gut gedeihen, doch mahnt u. a. die Einschränkung vieler parasitischer Pilze auf bestimmte Nährpflanzen, die parasitische Lebensweise nicht allein nach dem allgemeinsten Nahrungsbedürfniss zu beurtheilen. Insbesondere haben ja auch die meisten der in Flechten an symbiotisches Leben mit Algen gewöhnten Pilze die Fähigkeit, anders zu leben, verloren, und möglich wäre es auch, dass etwa das parasitischer Lebensweise angepasste Viscum an seinem natürlichen Standort nur der Zufuhr anorganischer Stoffe bedarf, möglich auch, dass der befallene Baum, welcher solche liefert, von der Mistel organisches Material zurückerhält. [1])

Jedenfalls wird aber in den parasitischen Orobanchen organische Nahrung der befallenen Pflanze entnommen, während ein wenig durch Kohlensäurezersetzung producirt wird, und während endlich die im Boden sich verbreitenden Wurzeln dieser Pflanze jedenfalls Wasser, voraussichtlich Aschenbestandtheile und vielleicht auch etwas organische Nahrung gewinnen. Wenn nun bei den verwandten grünen Rhinanthaceen das System der Bodenwurzeln ausgebildeter ist, der Parasitismus aber fortdauert, so werden jene mindestens etwas organisches Material der Pflanze entziehen können, in welche die Haustorien eindringen. Sollte dieses nicht immer geschehen, so braucht die fakultative Aufnahme deshalb noch nicht ausgeschlossen zu sein, und einer solchen begegnen wir in auffälliger Weise bei Drosera, Dionaea u. a. fleischverdauenden Phanerogamen. Fangen diese Insekten, so gewinnen sie damit nach saprophytischer Manier etwas Nahrung, deren sie nicht nothwendig bedürfen. Denn ohne solche Nahrungszufuhr kommen die genannten Pflanzen ganz gut fort, indem sie wie andere grüne Pflanzen sich ernähren, und mit alleiniger Insektennahrung vermögen dieselben sich nicht zu erhalten.

Das gute Fortkommen in ausgeglühtem Sande oder in Wasser, sofern die nöthigen anorganischen Bestandtheile geboten sind, lehrt, dass normalerweise in Ackerboden gedeihende Pflanzen, wie Getreide, Bohne u. a., Zufuhr organischer Nahrung nicht nöthig haben. Auf die Zunahme an Humus in einem Ackerboden, während mit den Ernten grosse Mengen organischer Stoffe abgeführt werden, konnte Liebig [2]) mit Recht hinweisen, um unwiderleglich darzuthun, dass aus dem Humus nicht die organische Substanz der cultivirten Pflanzen stammen kann. Die fakultative Aufnahme organischer Stoffe ist deshalb noch nicht ausgeschlossen, indess fehlt es zur Zeit an geeigneten Versuchen, aus welchen zu entnehmen wäre, ob und in wie weit organische Nahrung von Aussen in die normal von autochthonen Assimilationsprodukten lebenden Pflanzen aufgenommen werden kann.

Die in § 48 zu besprechende Ernährung der von autochthonen Assimilationsprodukten lebenden Pflanzen mit organischen Stickstoffverbindungen als einziger Stickstoffquelle zeigt, dass wenigstens bestimmte organische Stoffe

1) Es könnte hier bis zu einem gewissen Grade ein ähnliches Verhältniss bestehen, wie zwischen dem Impfstock und dem aufgepfropften Impfling. Wechselseitige Zufuhr organischer Nahrung kommt auch hier vor. Auch kann der Stumpf einer gefällten Tanne zur Bildung von Ueberwallungen genügende Nahrung während einiger Jahre beziehen, wenn die Wurzeln dieses Stumpfes und benachbarter Tannenbäume verwachsen sind. (Göppert, Bot. Ztg. 1846, p. 505; Dubreuil, Compt. rend. 1848, Bd. 27, p. 387.)

2) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 14.

verwendbar sind, und voraussichtlich werden auch andere geeignete Körper verarbeitet, wenn sie in die Pflanze einzudringen vermögen. Der Humusboden aber vermag solchen grünen Pflanzen selbst dann keine bemerkenswerthen Mengen organischer Nahrung zu liefern, wenn durch Unterdrückung der Kohlenstoffassimilation ein Mangel an Nahrung herbeigeführt wird, denn wie Cailletet[1] fand, kommen Linse, Raps u. a. in Humusboden nicht fort, wenn sie in kohlensäurefreier Atmosphäre gehalten werden, und unter solcher Bedingung sah ich[2] Lupinus luteus sich nicht merklich weiter entwickeln, als auf Kosten der Reservestoffe möglich war. Es wird hier also nicht etwa durch ausreichende Produktion eine Aufnahme organischer Stoffe von Aussen herabgedrückt, und demgemäss müssen die chlorophyllarmen und überhaupt die aus Humus organische Nahrung schöpfenden Pflanzen für diesen Zweck spezifisch befähigt sein. Wenn indess eine Pflanze gleichzeitig organische Substanz aus Kohlensäure zu produciren und von Aussen aufzunehmen vermag, wird sicherlich, wie das nach Analogie der Translocation von Nährstoffen in der Pflanze nicht anders zu erwarten ist, die Ausgiebigkeit der Produktion einen Einfluss auf die Aufnahmethätigkeit ausüben.

Historisches. In der Humustheorie, in der Annahme, dass alle Pflanzen organische Nahrung von Aussen aufnehmen müssen, tritt uns ein Nachklang Aristotelischer Lehren entgegen, nach welchen die Pflanze aus dem Boden, ähnlich wie das Thier aus dem Magen, vorbereitete organische Nahrung bezieht. Hatte auch van Helmont im 17. Jahrhundert sogar die Entstehung aller die Pflanzen aufbauenden Stoffe aus Wasser angenommen, und war mit der Aufhellung der Kohlensäurezersetzung die Produktion organischer Substanz in der Pflanze sicher gestellt, so wurde doch die Aufnahme organischer Stoffe durchgehends als für alle Pflanzen nothwendig angesehen, ehe Liebig auftrat und dieser Lehre den Todesstoss gab[3]. Die zahlreichen Streitschriften, die Liebig's epochemachendes Werk hervorrief[4], beweisen am besten, welch eingefleischtes Dogma die Humustheorie war, zu deren Gunsten sogar der eigentliche Begründer der Ernährungslehre der Pflanzen, Th. de Saussure[5], freilich in seinem 75. Jahre, noch seine Stimme erhob. Boussingault[6] dagegen brachte für Liebig's Auffassung weitere Argumente bei, und von diesem, sowie von Salm-Horstmar, wurde weiterhin durch Cultur in humusfreiem Boden der Nachweis geführt, dass bei alleiniger Zufuhr anorganischer Stoffe grüne Pflanzen gedeihen können (vgl. § 50). Hatte nun Liebig unrichtigerweise die Aufnahme organischer Stoffe durch Pflanzen überhaupt negirt, so findet sich doch schon bei Schleiden[7] eine im Allgemeinen richtige Auffassung hinsichtlich der Nahrungszufuhr in Pflanzen.

Dass chlorophyllfreie Pflanzen thatsächlich organische Stoffe aufnehmen, bedarf besonderer Beweise nicht mehr. Aus dem Fortkommen saprophytischer Pflanzen (z. B. Agaricus, Epipogium, Monotropa) ergibt sich auch unmittelbar, dass humusreicher Boden bestimmten Pflanzen organische Nährstoffe zu liefern vermag. An Wasser gibt freilich Humusboden durchgehends nur wenig, aber doch wohl im Allgemeinen ebensoviel organische Stoffe, wie Aschenbestandtheile ab[8], die ja gleichfalls in der Pflanze sich an-

---

1) Compt. rend. 1871, Bd. 73, p. 1476.

2) Monatsb. d. Berliner Akademie 1873, p. 784. — Gleiches beobachtete Godlewski, Bot. Ztg. 1879, p. 88.

3) Näheres in Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 481.

4) Vgl. z. B. Hlubeck, Beleuchtung d. organ. Chemie d. Herrn Liebig 1842.

5) Annal. d. Chemie u. Pharm. 1842, Bd. 42, p. 275.

6) Annal. d. chim. et d. phys. 1841, III sér., Bd. I, p. 208.

7) Grundzüge 1845, 2. Aufl., Bd. II, p. 469.

8) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 168. Von neuen Unters. nenne ich Detmer, Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 279.

häufen. Indess ist solches Verhalten kein Maass dafür, wie viel organisches Material für die Pflanze in dem Humusboden verwendbar ist, da von jener lösende Wirkungen ausgehen können. Immerhin wird für gewisse Pflanzen die Zufuhr schon gelösten Materiales Bedeutung haben, denn ohne solche würden dem immerhin nur mässiges Terrain beherrschenden Wurzelsysteme von Neottia, Epipogium[1]), Corallorhiza[2]) offenbar zu wenig organische Stoffe zur Verfügung stehen, wenn diese Pflanzen, wie das zuweilen vorkommt, in einem humusarmen Boden sich finden. Mit dieser Annahme stimmt denn auch eine Beobachtung Drude's[3]) an einer mit unverletzten Wurzeln, aber mit einem mässigen Erdballen in einen Topf mit magerer Erde eingesetzten Pflanze von Neottia. Diese entwickelte zunächst unter Verbrauch der in der Pflanze vorhandenen Stärke den Blüthenstand weiter, hörte aber vor völliger Entfaltung aller Blüthen auf zu wachsen, offenbar weil gelöstes organisches Nährmaterial unter den gebotenen Culturbedingungen nicht herbeigeführt werden konnte. Auf die relativ schwierige Diosmose von Humuslösungen[4]) kann man in unserer Frage keinen Werth legen, da in die lebendigen Pflanzenzellen ja faktisch viele Stoffe ihren Weg finden, deren Diosmose man nicht im Stande ist, unmittelbar nachzuweisen. Versuche, mit künstlichen (meist alkalischen) Humuslösungen chlorophyllreiche Pflanzen zu ernähren, haben sämmtlich ein negatives Resultat ergeben[5]), können aber nicht einmal als Beweis dafür angeführt werden, dass die Versuchspflanzen aus einem Ackerboden keine organischen Stoffe aufzunehmen vermögen. Uebrigens ist der sog. Humus ein Gemenge verschiedener organischer Massen, von denen auch die speziell Humusstoffe genannten Körper in chemischer Hinsicht wenig bekannt sind.

Manche Pflanzen können sowohl als Parasiten wie auch als Saprophyten leben. So gibt es insbesondere unter niederen Pilzen, namentlich unter den Spaltpilzen, nicht wenige, welche in einem lebenden Organismus und nach dessen Tode noch in der Leiche fortkommen. Einige in der Natur als Parasiten lebende Pilze, wie Agaricus melleus und den Raupen tödtenden Cordiceps militaris, hat Brefeld[6]) in künstlichem Nährsubstrate cultivirt und selbst Peronospora infestans (den Pilz der Kartoffelkrankheit) auf solche Weise bis zu einer gewissen Entwicklung gebracht. Von Phanerogamen kann nach Drude[7]) Monotropa rein saprophytisch leben oder auch zugleich parasitisch Nahrung beziehen, und dass solche kombinirte Ernährung mehrfach vorkommen dürfte, ist schon oben erwähnt worden. In wie weit und welche Stoffe durch die parasitischen, aber grünen Rhinanthaceen, sowie durch Thesium der befallenen Pflanze entnommen werden, ist unbekannt, auch kann in dieser Hinsicht der von Pitra[8]) demonstrirte Uebergang von Blutlaugensalz aus der Wurzel der Nährpflanze in das Haustorium des Parasiten nichts beweisen. Dass aber unter normalen Culturbedingungen diese Pflanzen auf parasitische Lebensweise angewiesen sind, folgt daraus, dass bei Ausschluss solcher die Cultur von Melampyrum, Rhinanthus, Euphrasia nicht gelang[9]), während Cornu[10]) Melampyrum arvense in einem Topfe sehr wohl erziehen konnte, als den Haustorien dieser Pflanze Gelegenheit geboten war, in Getreidewurzeln ein-

---

1) Irmisch, Beiträge zur Biologie u. Morphologie d. Orchideen 1853, p. 51.

2) Reinke, Flora 1873, p. 180.

3) Die Biologie von Monotropa u. Neottia. Göttinger Preisschrift 1873, p. 26.

4) Versuche dieser Art sind u. a. angestellt von Detmer, l. c. und Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 285; Simon, ebenda 1875, Bd. 18, p. 470; Grandeau, Compt. rend. 1872, Bd. 74, p. 988.

5) Solche Versuche führten u. a. aus Hartig (Liebig, Die Chemie u. s. w. 1840, p. 192); Saussure 1842, l. c.; Unger, Flora 1842, p. 241; Wiegmann, Bot. Ztg. 1843, p. 801; Trinchinetti ebenda 1845, p. 112.

6) Botan. Unters. über Schimmelpilze 1877, Heft III, p. 154 Anmerkg. u. Bot. Ztg. 1876, p. 265.

7) L. c., p. 51. (Vgl. auch die Culturversuche von Hooker, citirt bei Solms-Laubach, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI, p. 519).

8) Bot. Ztg. 1861, p. 66 u. 72.

9) Decaisne, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 2; Henslow, Bot. Ztg. 1849, p. 14.

10) Bullet. d. l. soc. botanique de France 1876, Bd. 23, p. 195.

zudringen[1]. Auch die krautigen Polygala-Arten sollen nach W. O. Focke[2] Wurzelparasiten sein, indess kann man nicht wissen, ob dieses allgemein zutrifft, da auch unter den Rhinanthaceen nach Regel[3] Pedicularis und Bartsia mit Ausschluss von Parasitismus cultivirbar sein sollen. Für die parasitischen und nur Spuren von Chlorophyll führenden Orobanchen[4], ebenso für Lathraea ist noch nicht bekannt, welche Funktionen die Bodenwurzeln, resp. das ausgebildete Rhizom besorgen. Ebenso ist noch nicht näher das Verhältniss von Viscum zur Nährpflanze ermittelt. Einige Versuche Pitra's[5], in denen die Aeste der Mutterpflanze geringelt wurden, können nicht als entscheidend dafür angesehen werden, dass Viscum nur Aschenbestandtheile von der Nährpflanze zieht. Vielleicht dass zu dieser die Mistel sich analog verhält, wie ein Pfropfreis zu seiner Unterlage[6], also ein symbiotisches Verhältniss besteht, wie es für die Flechten und andere Fälle in jüngerer Zeit näher kennen gelernt wurde[7].

Unter den Orchideen finden sich gleichfalls, wie schon erwähnt, Repräsentanten, welche organische Nahrung durchaus aufnehmen müssen, und andere, für welche solche Aufnahme zweifelhaft erscheint. Zu letzteren könnte auch die grüne Goodyera repens gerechnet werden, deren zunächst unterirdisch erstarkendes und chlorophyllfreies Rhizom sicher organischer Nahrung bedarf, und so dürften vielleicht nicht wenige Orchideen während der Entwicklung aus dem winzigen Samen organische Nahrung von Aussen beziehen[8]. Vielleicht sind in dieser Familie, möglicherweise auch in der Familie der Pyrolaceae, die Fälle nicht selten, in denen zeitlebens, neben autochthonen Assimilationsprodukten, von Aussen zugeführte Nahrung verwandt wird. Auch die chlorophyllfreien Prothallien von Lycopodium[9] und Ophioglosseae[10] bedürfen, um sich aus der nur kleinen Spore zu bilden, jedenfalls organische Nahrung aus ihrer Umgebung, während auch hier für die geschlechtlich producirte grüne Pflanze derartige Zufuhr nicht nothwendig sein dürfte. Solcher Wechsel des Ernährungsbedürfnisses mit den Entwicklungsstadien ist auch allgemein bei den zunächst aus Endosperm Nahrung ziehenden Keimpflanzen verbreitet.

Modus der Aufnahme und Werth der Nährstoffe.

§ 47. Um als Nahrung zu dienen, muss ein Stoff in das Innere der Zellen eindringen und demgemäss schon ausserhalb der Pflanze in löslicher Form geboten sein oder in solche gebracht werden, abgesehen von den Fällen, wo an sich feste Körper in Myxomyceten oder überhaupt in Primordialzellen aufgenommen werden (vgl. § 13). Die auf organische Nahrung angewiesenen Pflanzen bringen nun vielfach durch Secrete ungelöste Körper in lösliche Form oder bewirken auf diese Weise chemische Umwandlungen in Lösungen, durch welche die dargebotenen Stoffe der Pflanze zugänglich werden. Dies wird nicht nur

1) Ueber den Bau dieser Wurzelparasiten vgl. Solms-Laubach, Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—68, Bd. 6, p. 539.

2) Abhdlg. d. naturw. Vereins zu Bremen 1875, Bd. 4, p. 278.

3) Die Schmarotzergewächse, Zürich 1854, p. 34.

4) Wiesner, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 584.

5) Bot. Ztg. 1861, p. 63.

6) Solche Ansicht ist von R. Hartig ausgesprochen Bot. Jahresb. 1875, p. 955.

7) Anatomische und morphologische Verhältnisse der hier genannten und anderer Parasiten fanden sich, ausser in der schon citirten Abhandlung, namentlich der von Solms, noch bei Solms. Bot. Ztg. 1874, p. 49 u. Abhandlg. d. naturf. Gesellschaft zu Halle 1875, Bd. 13, p. 237. Für Cuscuta bei Koch in Botan. Abhandlg. von Hanstein 1874, Bd. II, Heft 3.

8) Morphologisches bei Irmisch, Beiträge zur Biologie u. Morphologie d. Orchideen 1853; Schacht, Beiträge zur Anatomie 1854, p. 115; Reinke, Flora 1873, p. 145. — Fleischer, Flora 1874, p. 419.

9) Fankhauser, Bot. Ztg. 1873, p. 1.

10) Hofmeister, Abhandlg. d. K. Sächs. Ges. d. Wissenschaft. 1857, Bd. 5, p. 657.

durch Secretion von Säuren erreicht, vermittelst welcher Wurzeln und Wurzelhaare lösend auf Bodenbestandtheile wirken (§ 14), sondern auch durch Ausscheidung von Stoffen spezifisch verschiedener Wirkung. Die differente Wirkung müssen wir übrigens wesentlich zur Charakterisirung dieser chemisch kaum bekannten Stoffe verwenden, welche wir als Fermente bezeichnen, weil sie eine im Verhältniss zu ihrer eigenen Masse grosse Menge anderer Körper umzuwandeln vermögen. Hier halten wir uns einfach an die Secretion und ihre Wirkung als Mittel zur Gewinnung von Nährstoffen und verweisen im übrigen auf das Cap. VI, in welchem noch weiter von den in den Pflanzen vorkommenden Fermenten die Rede sein wird.

Sehr verbreitet ist die Secretion von solchen Fermenten bei den Pilzen. Das Eindringen der Hyphen von Aecidiomyceten, Peronosporeae u. a. in cuticularisirte Wandungen oder in Cellulosehäute[1] ist sicher keine einfache mechanische Durchbohrung, sondern wird durch die lösende Wirkung von Secreten vermittelt, welche diese Pilze an der Contactstelle ausscheiden. Auf solche Weise gelangen auch Botrytis-[2] und Empusa-Arten[3] durch die Chitinhaut von Raupen, resp. Fliegen, dringen Pilzfäden in das Innere von Stärkekörnern[4], sowie in Stückchen Eiweiss, Fleisch und noch andere todte Massen. Auch die Durchbohrung von Eierschalen durch Pilzfäden kann hier angeführt werden, obgleich in diesem Falle Ausscheidung von Säure ausreichend erscheint. Offenbar handelt es sich also um verschiedene Wirkungen, welche indess durchaus nicht alle eine jede Pilzart auszuüben vermag. So ist z. B. die Alkoholhefe wohl im Stande, durch das secernirte Invertin Rohrzucker in Glycose zu verwandeln, während gelöster Milchzucker nicht verändert wird, den aber Spaltpilze verarbeiten. Unter diesen ist überhaupt die Ausscheidung mannigfacher Fermente sehr verbreitet[5], denn es werden nicht nur durch Bacterien Stärke und Cellulose in lösliche Kohlehydrate verwandelt (diastatische Wirkung) und Eiweissstoffe (durch Pepsin) peptonisirt, sondern es scheinen auch noch mehrfach andere Erfolge durch Fermente zu Stande zu kommen, welche wenigstens Diastase, Pepsin oder Invertin nicht erzielen. Vielleicht spielen auch Fett verändernde Fermente bei den Bacterien mit und möglicherweise auch bei Empusa radicans, welche wenigstens den Fettkörper der Raupe des Kohlweisslings nach Brefeld aufzehrt.

In analoger Weise wie Pilze bahnen sich auch Cuscuta, Viscum, Rhinanthus und andere phanerogamische Parasiten in das Innere der Nährpflanze ihren Weg. Dagegen wird es besonderer Prüfung bedürfen, ob sämmtliche Saprophyten auch durch Secrete auf ihre Substrate wirken. Von den Schimmelpilzen scheint Diastase oder wenigstens irgend ein Ferment allgemein ausgeschieden zu werden, doch ist es schon fraglich, ob das Mycelium sämmtlicher Hutpilze sich durch lösende Ausscheidungen Nahrung verschafft, obgleich das nicht seltene Durchwachsen von todten Blättern u. dgl. mit einiger Wahrscheinlichkeit

1) Vgl. de Bary, Morpholog. u. Physiolog. d. Pilze 1866, p. 217 u. 230.
2) de Bary, Bot. Ztg. 1867, p. 4 u. 1869, p. 558.
3) Brefeld, Unters. über d. Entwicklung von Empusa 1871.
4) Schacht, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 442.
5) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 12.

auf eine Secretion schliessen lässt. Ein solches Einbohren der am Rhizom von Goodyera entspringenden Wurzelhaare in todte Fichtennadeln wurde von Drude [1]) beobachtet, jedoch zugleich von diesem der schon § 46 erwähnte Versuch mit Neottia angestellt, nach welchem bei dieser Orchidee die Zufuhr gelöster organischer Stoffe wesentlich für die Ernährung sein dürfte. Deshalb könnte indess lösende Aktion für den Gewinn von Nahrung immerhin noch Bedeutung haben, und es liegt nahe zu vermuthen, dass bei der keine Wurzelhaare besitzenden Neottia in analoger Weise die aus den Wurzeln hervortretenden Mycelfäden funktioniren [2]), welche einem Pilze angehören, der in dieser Orchidee nie zu fehlen scheint [3]).

In sehr augenscheinlicher Weise wird bei Drosera, Dionaea, Nepenthes und anderen fleischverdauenden Phanerogamen Pepsin von den zum Insektenfang angepassten Blattorganen ausgeschieden, und eben durch die Wirkung jenes Fermentes werden die eiweissartigen Stoffe in Peptone, d. h in eine zur Aufnahme in die Pflanze geeignete Form übergeführt.

Auch bei der Ueberführung der im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffe in die Keimpflanze können die Samenlappen durch Secrete die Umwandlung von Stärke, Zellhaut oder Eiweissstoffen in gelöste Form verursachen oder wenigstens verursachen helfen. Jedenfalls dürfen wir hier nicht ohne weiteres alle wahrnehmbaren Veränderungen auf übergetretene Fermente schieben, da ja das Endosperm selbst aus lebendigen Zellen aufgebaut ist, in denen auch unabhängig von dem Embryo Stoffmetamorphosen sich abspielen können, wie das die Erfahrungen am isolirten Endosperm von Ricinus gelehrt haben. Ueberhaupt kann man nach dem in lebendigen Zellen uns entgegentretenden Erfolge nicht so unmittelbar die Qualität der äusseren Einwirkung abschätzen, mag es sich um Wechselwirkung differenter Organismen oder der Zellen desselben Gewebeverbandes handeln. Denn die eintretende Reaktion ist eine nach Maassgabe der spezifischen Eigenschaften des lebendigen Organismus erfolgende Antwort, und wenn spezielle Fermentwirkungen stattfinden, so wird es in jedem Falle zu entscheiden sein, ob der wirkende Stoff thatsächlich übertrat oder vielleicht in der Zelle selbst gebildet wurde und der äussere Anstoss nur die Bedingungen für dessen Aktionsfähigkeit schuf. Denn jedes Ferment wirkt nur unter bestimmten Bedingungen, und für das Pepsin ist es z. B. bekannt, dass es nur in saurer, nicht in neutraler oder alkalischer Lösung Eiweissstoffe in Pepton überführt. Da über die Stoffaufnahme aus dem Endosperm in den Kapiteln über Stoffmetamorphosen und Stoffwanderung geredet werden muss, so genüge es hier zu bemerken, dass u. a. bei Mirabilis Jalapa, Mais und Dattel wohl sicherlich Fermente von den aufnehmenden Theilen des Samenlappens secernirt werden.

Natürlich ist nicht ein jeder gelöst gebotene oder in Lösung gebrachte organische Stoff als Nahrung verwendbar, obgleich, wenigstens bei Spaltpilzen,

---

1) Die Biologie v. Monotropa u. Neottia 1873, p. 34.

2) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1877, Bd. VI, p. 997.

3) Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1856, IV. sér., Bd. 5, p. 272. — Ueber solches Pilzvorkommen auch in anderen Orchideen finden sich ausserdem Angaben bei Schacht, Beiträge 1854, p. 115; Drude l. c., Reinke, Flora 1873, p. 164.

Schimmelpilzen und auch Sprosspilzen, ein geeigneter Nährboden eine sehr verschiedene Zusammensetzung haben kann, wenn ausserdem die richtigen Bedingungen für das Gedeihen dieser Organismen vorhanden sind. Schon das in der Natur zu beobachtende Fortkommen von Spaltpilzen und Schimmelpilzen auf den mannigfachsten Substraten zeigt, dass diese Organismen mit den verschiedensten Stoffen sich ernähren können, und die seit dem Vorgehen Pasteur's [1]) mehrfach [2]) und namentlich in jüngster Zeit durch Nägeli [3]) in kritischer und ausgedehnter Weise ausgeführten Culturversuche in künstlichen Lösungen haben dasselbe bestätigt. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass sämmtliche Kohlehydrate, Weinsäure, Bernsteinsäure und überhaupt verschiedene organische Säuren, Glycerin, ferner Eiweissstoffe, Peptone, Leucin, Asparagin zur Ernährung von Schimmel- und Spaltpilzen geeignet sind, wenn auch nur einer dieser Körper als organisches Material in der sonst geeignet zusammengesetzten Nährlösung sich befindet. Unter gleichen Umständen vermögen aber nach Nägeli Oxalsäure, Oxamid, Harnstoff, Methylamin und Aethylamin nicht als Nahrung zu dienen, obgleich sie in brauchbarer Nährlösung nicht hemmend wirken, und obgleich unter dieser Bedingung die Pilze ihren Stickstoffbedarf durch Verarbeitung der beiden zuletzt genannten Stoffe decken können. Giftige und antiseptische Wirkung macht natürlich eine Pilzvegetation unmöglich, doch können auch solche Stoffe bei gehöriger Verdünnung noch als Nährmaterial dienen. So ist verdünnter Alkohol ein ganz gutes Nahrungsmittel für Pilze, und selbst mit genügend verdünnten Lösungen von stärker antiseptischen Stoffen, wie Carbolsäure, Salicylsäure, Benzoesäure, konnte Nägeli Pilze ernähren.

Sind ungleich tüchtige Nährstoffe geboten, so kann es dahin kommen, dass zunächst der leichter verwendbare Körper verarbeitet wird. So wurde in Versuchen Pasteur's [4]), in welchen sauer traubensaures Ammoniak die einzige organische Nährstoffquelle war, zunächst die eine Componente jener Säure, die optisch rechts drehende Weinsäure, aufgebraucht. Als das Nahrungsmittel, aus welchem die Pilze im Allgemeinen am leichtesten ihren Bedarf an organischem Material entnehmen, haben sich in den Versuchen Nägeli's die Zuckerarten erwiesen, doch gestatten auch viele andere Stoffe, wie Glycerin, Weinsäure, Leucin, eine üppige Pilzvegetation. Die Abschätzung des relativen Werthes eines Nährstoffes ist übrigens immer nur eine bedingte, da unter anderen Umständen und für einen anderen Pilz eine andere Relation sich ergeben kann. Die Herstellung ganz identischer Culturbedingungen ist aber keineswegs leicht, da sehr verschiedene, auch mit der Nährlösung variable Ursachen mitspielende Faktoren sind. Muss auch in dieser Hinsicht auf die kritischen Auseinandersetzungen in Nägeli's citirten Schriften verwiesen werden, so sei doch hier hervorgehoben, dass selbstverständlich auch die Form in Betracht kommt, unter welcher die übrigen Nährstoffe, Aschenbestandtheile und stickstoffhaltige

---

1) Annal. d. chimie et d. phys. 1860, III sér., Bd. 58, p. 323 u. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106.

2) z. B. Zöller, Botan. Jahresb. 1874, p. 213; Werner, Bot. Ztg. 1873, p. 406; Stutzer, Versuchsstat. 1877, Bd. 21, p. 115.

3) Ueber Fettbildung bei niederen Pilzen in Sitzungsb. d. Bair. Akademie 3. Mai 1879 u. Ernährung d. niederen Pilze ebenda 5. Juli 1879.

4) Compt. rend. 1860, Bd. 51, p. 298, vgl. auch ebenda 1858, Bd. 46, p. 617.

Substanzen, geboten werden, dass ferner Concentration und Reaktion der Lösung ins Gewicht fallen und unter Umständen durch die Ernährung die Lösung eine dem ferneren Gedeihen hinderliche Beschaffenheit annehmen kann. So hemmt die bei Verarbeitung der Salze organischer Säuren auftretende alkalische Reaktion das Gedeihen von Schimmelpilzen (vgl. § 12), die Produktion von Säuren, resp. Alkohol, durch gährungserregende Spaltpilze, resp. Sprosspilze, setzt der Thätigkeit dieser Organismen eine Schranke. Ferner begünstigt mässige alkalische Reaktion die Spaltpilze, und bei Concurrenz gewinnen diese leicht die Oberhand, während in derselben Lösung nach dem Ansäuern Sprosspilze den Sieg davon tragen[1]. Dass bei Entziehung von Sauerstoff nur Spaltpilze und Sprosspilze zu gedeihen vermögen und diese unter solchen Umständen nicht alle die Stoffe verarbeiten können, welche bei Sauerstoffzufuhr ihnen zugänglich sind, soll hier nicht weiter beleuchtet werden (vgl. Kap. VIII).

Das bis dahin Gesagte gilt aber zunächst nur für die auch in der Natur auf verschiedenen Substraten vorkommenden Pilze. Die in ihrem Vorkommen auf bestimmte Substrate eingeschränkten Parasiten zeigen schon hierdurch an, dass sie mindestens nicht so leicht auf beliebigem anderen Nährboden fortkommen, und wenn auch für einige dieser in der Natur immer parasitisch auftretenden Pilze eine Cultur in künstlichen Nährlösungen gelang, so ist doch zunächst noch zweifelhaft, ob sämmtliche in solcher Weise ernährt werden können. Aus dem noch so weit gehenden exclusiven Vorkommen auf bestimmten Nährpflanzen kann kein bestimmter Schluss gezogen werden, da für solche Einschränkung mannigfache andere Umstände maassgebend sind, so gut wie ja auch Pfropfreiser nur auf bestimmten Nährpflanzen fortkommen, auch wenn dieselben in Erde gepflanzt noch so gut sich weiter entwickeln.

Experimentelle Erfahrungen, in wie weit Pilze auf bestimmte Nährstoffe angewiesen sind, liegen nur in beschränktem Maasse vor. Nach Buchner[2] scheint die Form der Milzbrandbakterien fast nur mit Eiweissstoffen und Peptonen sich gut ernähren zu können, während die verwandten Heubakterien mit Zucker u. dgl. fortkommen, wenn ihnen organische Verbindungen, wie Leucin oder Tyrosin, als Stickstoffquelle zur Verfügung stehen. Nach Brefeld's[3] Beobachtungen scheint es, dass Dictyostelium zur Entwicklung aus Sporen organischer Stickstoffverbindungen bedarf. Die weiter im folgenden Abschnitt zu behandelnde Erfahrung, dass die Hefe aus Salpetersäure ihren Stickstoffbedarf nicht wohl zu decken vermag, legt die Vermuthung nahe, dass die Qualität der Stickstoffnahrung vielleicht öfters von Bedeutung ist. Vielleicht spielt gerade die Stickstoffnahrung auch eine Rolle bei der Ernährung der auf parasitisches Leben angewiesenen chlorophyllreichen Phanerogamen.

Die chemische Struktur eines Körpers kann schon deshalb nicht über dessen Nährwerth entscheiden, weil giftige oder antiseptische Eigenschaften die Entwicklung hemmen können, und dieserhalb Benzoesäure bei gewisser Concentration keine Pilzentwicklung aufkommen lässt, während die nahe verwandte Chinasäure nach Nägeli's Erfahrungen ein vortreffliches Nährmaterial ist. Abgesehen hiervon scheinen, nach den bisherigen Erfahrungen,

---

1) Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 31.

2) Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 370.

3) Dictyostelium mucoroides, ein neuer Parasit. 1869, p. 14.

diejenigen Verbindungen die Pflanze mit Kohlenstoff nicht versorgen zu können, in welchen dieses Element nur an N- oder O-Atome gekettet ist, und vielleicht auch die H-haltigen Körper, an deren Aufbau nur 1 Atom C Theil hat[1]. Ueber Herstellung geeigneter Culturlösung ist § 50 zu vergleichen.

Nach der Abstammung der Nahrung kann man unter den Pilzen, in einem analogen Sinne wie bei den Thieren, von Pflanzenstoffen, Fleischkost oder gemischter Kost lebende Organismen unterscheiden. Unter den Phanerogamen gibt es zwar keine Pflanzen, welche

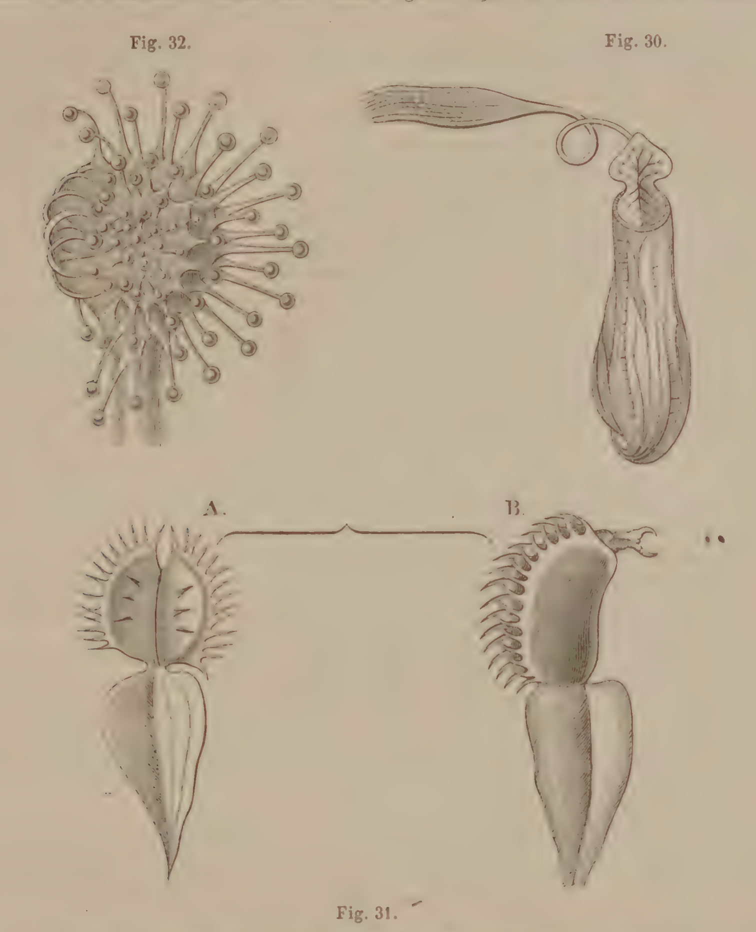


Fig. 30. Kanne von Nepenthes gracilis, verkleinert. — Fig. 31. Blätter von Dionaea muscipula. *A* geöffnet; auf jeder Blatthälfte sind die 3 reizempfänglichen Haare sichtbar. *B*. In dem zusammengeschlagenen Blatt ist ein Ohrwurm gefangen. — Fig. 32. Blatt von Drosera rotundifolia, verg. Die Drüsenhaare der linken Seite sind durch Reiz nach Innen gebogen.

durchaus mit Fleischnahrung sich erhalten, jedoch können die in jüngerer Zeit oft besprochenen insektenverdauenden Pflanzen etwas Nahrung aus animalischen Organismen beziehen, ohne dieser nothwendig zu bedürfen. Auf das Fangen von Insekten können wir hier ebensowenig eingehen, wie auf die Mittel und Wege, vermittelst welcher ein parasitischer Pilz sein Nährsubstrat erreicht. Indem wir deshalb auf Darwin's[2] ausführliches

1) Vgl. Nägeli, l. c. 5. Juli 1879, p. 283.
2) Insektenfressende Pflanzen, übers. von Carus 1876.

Werk und die Zusammenstellungen bei Drude[1] verweisen, beschränken wir uns hier auf die kurze Angabe, dass z. B. bei Nepenthes (Fig. 30) Insekten in den kannenförmigen, partiell mit Wasser gefüllten Schläuchen ersaufen, bei Dionaea (Fig. 31 A u. B), Aldrovanda durch plötzliches Zusammenschlagen des mechanisch gereizten Blattes Insekten gefangen werden und bei Drosera (Fig. 32) dieses geschieht, indem die Thierchen an dem klebrigen Secrete der Drüsenhaare haften bleiben, welche sich dann allmählich nach Innen zusammenneigen. Zum Fangen von Insekten sind demgemäss Einrichtungen angepasst, welche bei nicht fleischverdauenden Pflanzen auch anderen Zwecken dienstbar sind.

Auch die Verdauung von Insekten kann als spezieller Fall der Nahrungsaufnahme hier nur andeutungsweise behandelt werden, und sind die zahlreichen interessanten Einzelheiten in den ausführlichen Abhandlungen nachzusehen[2]. Als verdauendes Secret wird bei diesen fleischfressenden Pflanzen ein der Wirkung nach mit dem Pepsin des Magensaftes übereinstimmendes Ferment ausgeschieden, ferner freie Säure, bei deren Gegenwart allein eiweissartige Körper in Lösung übergeführt werden. Die ausgeschiedene Säure scheint durchgehends eine organische Säure zu sein, dieselbe soll bei Drosera rotundifolia nach Frankland (Darwin l. c. p. 78) Propionsäure oder eine Mischung von Essigsäure und Buttersäure sein, nach Will[3] findet sich auch Ameisensäure vor und nach Stein[4] ist bei Drosera intermedia freie Citronensäure vorhanden. Letztere kommt neben relativ viel Aepfelsäure in der Kannenflüssigkeit von Nepenthes vor, doch lassen Volker's[5] Analysen (1849) fraglich, ob diese Säuren frei oder als Salze gegeben waren. Das Secret von Dionaea wurde nach Deivar[6] durch Ameisensäure angesäuert sein. Ferment und Säure werden entweder immer oder erst in Folge von Reizungen ausgeschieden, und in diesem Falle sind entweder nur gewisse stickstoffhaltige oder auch andere chemische Körper wirksam (Dionaea, Pinguicula), oder es erzielen auch mechanische Reize eine vermehrte Ausscheidung. Bei Dionaea beginnt durch chemische Reize gleichzeitig die Secretion von Säure und Pepsin, während letzteres bei Nepenthes[7] immer in der Kannenflüssigkeit sich findet, chemische Reize aber erst die Ausscheidung von freier Säure hervorrufen. Die verdauende Wirkung der Secrete beschränkt sich wie die des Pepsins auf die Bildung von Peptonen aus eiweissartigen Stoffen. Die Aufnahme der Peptone ergibt sich aber unmittelbar daraus, dass ein Blatt von Dionaea endlich wieder ganz abtrocknet, wenn einige Fibrinflocken von demselben verdaut wurden. Vermuthlich wird durch die an den secernirenden Theilen stets vorhandenen Drüsenhaare[2] sowohl Ausscheidung wie Aufnahme vermittelt (vgl. Pfeffer l. c., p. 983).

Von verschiedenen Beobachtern ist festgestellt, dass Dionaea, Nepenthes, Sarracenia, Pinguicula ganz gut ohne Fleischnahrung fortkommen und dessen also nicht nothwendig bedürfen, und da Schenk Aldrovanda vesiculosa während zwei Jahren in anorganischer Nährstofflösung cultiviren konnte, so hat diese Pflanze organische Stickstoffnahrung nicht nöthig. Ein gewisser Vortheil durch Fleischnahrung ergibt sich aber für Drosera rotundifolia aus vergleichenden Culturversuchen, in denen ein Theil der Pflanzen von Fr. Darwin[8] mit Fleisch, von Kellermann und Raumer[9] mit Blattläusen gefüttert wurde. Diese gefütterten Pflanzen bildeten etwas reichlicher Blüthen, Samen und Trockensubstanz. Beschränkt ist übrigens der Nutzen der Insektennahrung bei Dionaea dadurch, dass nach Munk[10] die Blätter dieser Pflanze nach dem Verdauen von drei Insekten gewöhnlich zu Grunde gehen.

---

1) Die insektenfressenden Pflanzen in Encyklopädie d. Naturw. 1879, I, p. 113.

2) Ausser den schon citirten sei hingewiesen auf Pfeffer, Ueber fleischfressende Pflanzen in Landwirthschaftl. Jahrbüchern 1877, Bd. 6, p. 969; Cramer, Ueber die insektenfressenden Pflanzen 1877.

3) Bot. Ztg. 1875, p. 716. 3) Bericht d. chem. Ges. 1879, Bd. 12, p. 1603.

4) Wunschmann, Ueber die Gattung Nepenthes 1872, p. 25.

5) Mitgetheilt bei Balfour, Garndner chronicle 1875, II, p. 67.

6) v. Gorup-Besanez, Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, p. 673. — Vgl. Vines, Botan. Jahresbericht 1876, p. 935.

7) Ueber deren Bau vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 389.

8) Experiments on the nutrition of Drosera, Separatabz. aus Linn. Soc. Journal 1878, Bd. 17.

9) Bot. Ztg. 1878, p. 209.

10) Die elektrischen u. Bewegungs-Erscheinungen am Blatte der Dionaea 1876, p. 99.

Wenn auch schon im vorigen Jahrhundert das Fangen von Insekten und bis zu gewissem Grade das Verdauen beobachtet war, so hat doch Ch. Darwin das Verdienst, die Eigenheiten unserer Pflanzen richtig aufgedeckt zu haben. Wie hier nur ein spezieller Fall eines verbreiteten Modus der Nahrungsaufnahme vorliegt, wurde umfassend wohl zuerst in meiner citirten Abhandlung dargelegt. — Welche Pflanzen bis dahin als sichere oder zweifelhafte Insektenverdauer bekannt sind, findet sich bei Drude zusammengestellt.

Abschnitt III. **Die Synthese stickstoffhaltiger Körper.**

Das nutzbare Nährmaterial.

§ 48. Für jeden vegetabilischen Organismus ist Stickstoffnahrung unentbehrlich, da einmal an dem Aufbau des lebendigen Zellorganismus, des Protoplasmas, Proteinstoffe Theil haben, und überhaupt mannigfache organische Stickstoffverbindungen in der Pflanze gefunden werden. Im Allgemeinen bedarf aber die Pflanze der Zufuhr organischer Stickstoffverbindungen von Aussen nicht, weil die lebendigen Zellen befähigt sind, aus anorganischen Stickstoffverbindungen, aus Salpetersäure und Ammoniak, die geeigneten stickstoffhaltigen organischen Körper aufzubauen, wenn ausserdem stickstofffreie organische Nahrung zur Verfügung steht, gleichviel ob diese in der Pflanze aus Kohlensäure producirt oder von Aussen aufgenommen wurde. Indess sind verschiedene organische Stickstoffverbindungen geeignet, den Pflanzen ebenso gut oder noch besser als anorganische Stickstoffverbindungen zur Nahrung zu dienen, und einzelne Organismen, wie die Milzbrandbakterien (§ 47), können nur mit bestimmter organischer Stickstoffnahrung fortkommen, während die meisten Pflanzen, insbesondere auch die chlorophyllführenden, mit salpetersauren Salzen vortrefflich gedeihen und von organischer Stickstoffnahrung keinen besondern Vortheil zu haben scheinen. Spezifische Unterschiede machen sich aber auch hinsichtlich der anorganischen Stickstoffnahrung darin geltend, dass Salpetersäure eine brauchbare Nahrung für Sprosspilze nicht ist, wohl aber Ammoniak, welches dagegen andere Pflanzen meist weniger gut als Salpetersäure zu ernähren vermag.

Dass ohne eine nutzbare Stickstoffverbindung Pflanzen nicht gedeihen, ist von zahlreichen Forschern constatirt, nachdem Boussingault[1] für Blüthenpflanzen, Pasteur[2] für Pilze den exakten Beweis geliefert hatten. Auf Kosten des in einem Samen aufgespeicherten Stickstoffmaterials entwickelt sich natürlich die Pflanze bis zu einem gewissen Grade, doch hatte z. B. in einem Versuche Boussingault's Helianthus argophyllus ohne Stickstoffnahrung in 77 Tagen nur das 4,6fache Trockengewicht gebildet, während diese Pflanze unter den gleichen Bedingungen, aber mit Zusatz von Salpeter cultivirt, 198mal soviel Trockensubstanz als der Same aufzuweisen hatte. Da der Stickstoff nur einen Bruchtheil der Trockensubstanz ausmacht, so wird diese begreiflicherweise schon erheblich gesteigert, wenn eine geringe und zu normaler Entwicklung unzu-

---

1) Agronomie, Chimie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 198. — Auch Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 1.

2) Annal. d. chim. et d. phys. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106.

reichende Stickstoffzufuhr geboten wird[1]. Ein einfaches Verhältniss zwischen Stickstoffzufuhr und Trockensubstanz ergaben die bezüglichen Versuche nicht, und ein solches kann einfach deshalb nicht bestehen, weil eine Pflanze über ein gewisses Maass hinaus, auch in den besten Culturbedingungen, nicht zu wachsen und zu produciren vermag.

Schon aus dem eingeschränkten Fortkommen bei Mangel von Stickstoffverbindungen im Nährboden ist zu entnehmen, dass die Pflanzen freien Stickstoff, mag dieser in Gasform oder in Wasser gelöst geboten sein, sich nicht nutzbar machen können, und zahlreiche exakte Untersuchungen haben dieses bestätigt. In der Pflanze wird dabei eine haushälterische Oekonomie mit dem einmal aufgenommenen Stickstoffvorrath getrieben, so dass, wenn nicht Organe absterben oder abgestossen werden, trotz mannigfacher und oft tiefgreifender, übrigens nie Stickgas liefernder Metamorphosen der Proteinstoffe oder anderer Stickstoffverbindungen doch stickstoffhaltige Körper nicht oder nur ganz untergeordnet nach Aussen abgegeben werden, der Stickstoffgehalt also, sofern Zufuhr abgeschnitten ist, sich annähernd constant erhält. Die stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte in der Pflanze sind übrigens zumeist solche, welche, von Aussen dargeboten, eine für die Pflanze nutzbare Stickstoffnahrung abgeben und deshalb auch, ohne aus der Pflanze auszutreten, wieder von neuem zum Aufbau von eiweissartigen oder anderen Stoffen Verwendung finden. Organische Stickstoffnahrung werden unter den in der Natur gebotenen Verhältnissen der Regel nach nur die auf todten animalischen oder vegetabilischen Massen oder in lebenden Organismen wachsenden Pflanzen gewinnen, obgleich die meisten derselben sicher mit anorganischer Nahrung gut fortkommen. Als solche werden den Land- und Wasserpflanzen in Wasser gelöst vorwiegend Salze der Salpetersäure, spärlicher des Ammoniaks zugeführt, und höchstens nebenbei wird etwas gasförmiges Ammoniak der Luft direkt entnommen. Der in den Aufbau der Proteinstoffe eintretende Schwefel wird gewöhnlich in Form von Sulfaten in die Pflanze geschafft, und Phosphate liefern die Phosphorsäure, die zwar nicht zur Constitution der Eiweissstoffe gehört, jedoch in Verbindung mit dieser allgemein im Organismus gefunden wird.

Zur Bildung stickstoffhaltiger Substanzen sind chlorophyllfreie und chlorophyllführende Pflanzen gleich gut befähigt, sobald die nöthigen Componenten, organisches Material und Salze der Salpetersäure oder des Ammoniaks, vorhanden sind. Die Produktion organischer Stoffe durch Kohlensäurezersetzung kommt für diese Synthese organischer Stickstoffsubstanz nur insofern in Betracht, als durch dieselbe das als Ausgangspunkt dienende organische Material geschaffen wird. Ausser von dem Prozess der Kohlenstoffassimilation ist die Bildung organischen Stickstoffmateriales auch direkt unabhängig vom Licht, wie das im Dunklen normale Gedeihen von Pilzen beweist, wenn etwa Zucker, Aschenbestandtheile und Salpetersäure als Nahrung geboten sind.

Grüne Pflanzen gedeihen aber schon, wenn nur Aschenbestandtheile ihnen zugeführt werden, da ja die nöthige stickstofffreie organische Substanz im Licht

---

1) Experimente dieser Art angestellt von Boussingault l. c. p. 233; Hellriegel, Jahrb. d. Agrikulturchemie 1868—69, p. 247; Ritthausen, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 384; Fittbogen, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, p. 146.

durch Kohlenstoffassimilation erzeugt wird. Algen, die nur chlorophyllführende Zellen aufzuweisen haben, lehren ferner, dass auch grüne Zellen organische Stickstoffnahrung zu bilden vermögen, da jene am Licht in einem Wasser fortkommen, welches nur anorganische Stoffe, unter diesen Stickstoffverbindungen, als Nahrung bietet[1]. Ein direkter Einfluss des Lichtes auf den Bildungsprozess der Stickstoffsubstanz ist bis dahin unbekannt, denn mangelhafte Erzeugung stickstofffreier Nahrung oder gehemmte Entwicklung scheint in allen Fällen die Ursache zu sein, dass im Dunklen die Synthese organischer Stickstoffsubstanz eingeschränkt wird. Auch ist Sauerstoffathmung zur Bildung von Proteinstoffen nicht nöthig bei denjenigen Spaltpilzen, welche ohne Sauerstoff in geeigneter Nährlösung sich reichlich vermehren und sicher also Eiweisskörper zum Aufbau des Protoplasmas bilden müssen. — Ob, wie die Pflanzen, auch niedere Thiere Eiweisskörper aufbauen, ist noch nicht kritisch untersucht, jedoch kaum zu bezweifeln[2], während für hoch entwickelte Thiere Proteinstoffe und Peptone als Nahrung nicht entbehrt werden können[3].

Stickgas wird nicht verarbeitet. Die gasometrischen Messungen Saussure's[4] konnten wohl die irrigen Anschauungen über die ausgedehnte Verwendung von Stickgas in der Pflanze widerlegen, die exakten Beweise aber, dass die Pflanze Stickgas überhaupt nicht direkt verarbeiten kann, wurden erst durch die von Boussingault angestellten Versuche geliefert. Zu diesen wurde durch Controle des Stickstoffgehaltes des Samens und der Ernte constatirt, dass letztere nur soviel Stickstoff enthielt, als im gebundenen Zustand im Samen vorhanden und eventuell von Aussen zugeführt worden war. Da die Pflanze kleine Mengen von Stickstoffverbindungen der Luft entnehmen kann, so lieferten die an freier Luft vorgenommenen Versuche einen wenn auch nur geringen Stickstoffgewinn in der Pflanze[5], welcher indess in den weiterhin in ammoniakfreier Luft angestellten Experimenten wegfiel[6]. In diesen befand sich die Pflanze unter einer mit säurehaltigem Wasser gesperrten Glocke (1851—52) oder in einem geschlossenen Glasballon (1853) und erhielt zeitweise Kohlensäure zugeführt, endlich wurden dann auch (1854) Experimente in einem Glaskäfig ausgeführt, in welchem ammoniakfreie Luft während des Versuches circulirte. Als Culturboden diente zumeist ausgeglühter Bimsstein, welchem die nöthigen Aschenbestandtheile zugesetzt worden waren, und ebenso wurde dafür Sorge getragen, dass der Blumentopf, sowie das zugeführte Wasser keine Spur von Stickstoffverbindungen enthielt. Bestimmt wurde der Stickstoffgehalt in der Ernte, im Boden und im Samen und dieser Befund verglichen mit dem Stickstoffgehalt der Aussaat, der natürlich nur in anderen Samen ermittelt werden konnte, welche den zum Experiment verwandten möglichst gleichartig waren[7]. Als Beispiel seien hier die Resultate zweier unter Luftwechsel mit Phaseolus nanus angestellter Versuche mitgetheilt.

1) Bineau, Annal. d. chimie et d. physique 1856, III sér., Bd. 46, p. 60.

2) Positive Angaben für Infusorien macht Morren, Compt. rend. 1854, Bd. 38, p. 932.

3) Rudzki's anders lautende Angaben fand Oertmann (Pflüger's Archiv f. Physiologie 1877, Bd. 15, p. 369) nicht bestätigt.

4) Rech. chimiqu. 1804, p. 206. — Saussure (Mém. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 550) hat weiterhin Fixation von Stickstoff in den unter bestimmten Bedingungen keimenden Samen angenommen.

5) Annal. d. chimie et d. physique 1838, II sér., Bd. 67.

6) Agronomie, chimie agricole etc. 1860, Bd. I, p. 1 ff. Diese Arbeiten finden sich theilweise in Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV sér., Bd. 1, p. 241; ebenda 1855, IV sér., Bd. 4, p. 32.

7) Die Stickstoffbestimmungen mit Natronkalk sind übrigens nicht einwurfsfrei, vgl. Ritthausen, Archiv f. Physiologie v. Pflüger 1878, Bd. 16, p. 293.

Dauer des Versuchs	Zahl der Samen, resp. Pflanzen	Trockengewicht des Samens	Trockengewicht der Pflanze	a. N in Samen	b. N in Pflanze	Differenz b—a	Während d. Versuchs durch den Apparat circulirte Luft
3 Monat	1	0,748 gr	2,847 gr	0,0335 gr	0,0341 gr	+ 0,0006	54 000 Litre
2 Monat und 1 Woche	2	1,510 »	5,15 »	0,0676 »	0,0666 »	— 0,0010	55 500 »

Ebenso lieferten andere Versuche mit Bohne, Lupinus, Lepidium, Hafer nur innerhalb der unvermeidlichen Fehlergrenzen liegenden Gewinn oder Verlust an Stickstoff. Da in obigem Versuche die Bohnen bis zum Bluhen kamen, so folgt, dass weder in jugendlichen noch in älteren Entwicklungsstadien Stickstoff in der Pflanze fixirt wird. Dasselbe ergibt sich aus anderen Experimenten, in denen unter Zugabe bekannter Mengen anorganischer Stickstoffverbindungen die Pflanzen zu uppiger Entwicklung gebracht wurden. Solche Versuche wurden in ausgedehntem Maasse, zumeist unter Verwendung gegluhter thoniger Erde als Culturboden von Lawes, Gilbert und Pugh[1] angestellt. Mit gleicher Sorgfalt, wie diese Experimente, sind kaum die Versuche von Mène[2], Harting[3], Cloez und Gratiolet[4] und Bretschneider[5] ausgeführt, welche übrigens gleichfalls die Unfähigkeit der Pflanze, Stickgas zu assimiliren, ergaben. Dem gegenuber mussen die gegentheiligen Befunde Ville's[6] entweder fehlerhaft ausgeführt sein und die im Commissionsbericht[7] sich findenden Bemerkungen über den Stickstoffgehalt des zum Begiessen angewandten Wassers sind nicht gerade Vertrauen erweckend, oder es muss den Pflanzen eine Stickstoffzufuhr durch Entstehung von Stickstoffverbindungen im Boden geboten worden sein. Die Annahme Roy's[8], nur das in Wasser gelöste Stickgas werde von der Pflanze verarbeitet, scheint kaum experimentell begründet worden zu sein und wird durch die oben erwähnten Versuche ohnehin widerlegt. — Dass auch niedere Organismen Stickgas nicht assimiliren, geht aus Versuchen Boussingault's[9] hervor, in welchen geronnene Milch der Nährboden für Penicillium und wohl zugleich für Spaltpilze war. Darnach muss Jodin's[10] entgegengesetzte Behauptung irrig sein, während Experimente von F. Sestini und G. del Torre[11] schon der methodischen Ausführung halber nichts Entscheidendes aussagen können.

Stickgas wird nicht abgegeben. Die mitgetheilten Versuche zeigen zugleich die bedeutsame Oeconomie an, welche die Pflanze mit Stickstoffverbindungen treibt, indem die überwiegende Stickstoffmenge in der Pflanze, nur geringe Quantitäten im Boden gefunden wurden. Diese rühren offenbar ganz wesentlich von abgestorbenen Wurzeltheilen her, doch kommt Abgabe kleiner Mengen loslicher Stickstoffverbindungen thatsachlich vor, und es kann deshalb nicht Wunder nehmen, wenn eine im stickstofffreien Substrate erzogene Pflanze etwas weniger Stickstoff als der Samen enthalt. Uebrigens pflegt dieses Deficit auf ein Minimum eingeschränkt und zuweilen auch gar nicht vorhanden zu sein[12]. Zur Ausgabe von Stickstoff führt auch die Secretion stickstoffhaltiger Fermente, doch kommt auch Abgabe flüchtiger Stickstoffverbindungen vor. Diese Ausgabe ist bei Chenopodium vulvaria[13] und Blüthen von Crataegus oxyacantha ansehnlich genug, um durch Bildung

1) Philosophical Transactions 1862, Bd. 151, p. 431.

2) Compt. rend. 1851, Bd. 32, p. 180. 3) Ebenda 1855, Bd. 41, p. 942.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1851, III sér., Bd. 32, p. 41.

5) Jahresb. d. Agrikulturchemie 1861—62, p. 123.

6) Compt. rend. 1852, Bd. 35, p. 464 u. 1854, Bd. 38, p. 703 u. 723, sowie in Rech. expérimentales 1853 u. 1857.

7) Compt. rend. 1855, Bd. 41, p. 757. 8) Ebenda 1854, Bd. 39, p. 1133.

9) Agronomie etc. 1861, Bd. 2, p. 340. 10) Compt. rend. 1862, Bd. 55, p. 612.

11) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 8.

12) Thatsachen liefern u. a. Schröder, Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 493 (Schminkbohne); Karsten, ebenda 1870, Bd. 13, p. 176; Sachsse, Keimung von Pisum sativum 1872; Detmer, Physiol.-chem. Unters. über Keimung 1875, p. 68; Schulze u. Urich, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. V, p. 821 (Lupinus).

13) Chevalier, Annal. d. scienc. naturell. 1824, Bd. 1, p. 444.

von Dämpfen bemerklich zu werden, wenn ein mit Salzsäure befeuchteter Glasstab unter eine Glocke geführt wird, in welcher die genannten Pflanzen einige Zeit verweilten. Nach Wicke[1]) dürfte bei Chenopodium vulvaria der flüchtige Körper Trimethylamin sein, und dieser Körper oder andere flüchtige Stickstoffverbindungen sind wohl noch bei verschiedenen Pflanzen Ursache des Geruches. Die von Borscov bemerkte Abgabe von Ammoniak (oder flüchtigen Stickstoffverbindungen) durch Pilze ist nach Wolff und Zimmermann[2]) erst eine Folge eingetretener Fäulniss, auch scheint die von Löseke[3]) angegebene Blausäurebildung in Agaricus Oreades erst mit dem Absterben zu beginnen. Ebenso ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Ausgabe von Ammoniak aus keimendem Samen, welche einige Forscher[4]) beobachteten, andere aber nicht bestätigen konnten, auf Vorhandensein faulender Samen zu schieben ist. Immerhin sind dann die Fäulniss erregenden Spaltpilze im Stande, Ammoniakbildung zu veranlassen, und eine erneute Untersuchung wird erst zu entscheiden haben, ob nicht vielleicht bei Sauerstoffabschluss auch in Samen, Hutpilzen u. a. flüchtige Stickstoffverbindungen als Produkte intramolekularer Athmung auftreten.

Wird nun auch in keinem bis dahin bekannten Falle Stickgas in der lebendigen Pflanze gebildet, so entsteht solches doch sicher bei Verbrennung stickstoffhaltiger Körper, während dessen Auftreten bei Fäulnissprozessen noch nicht als sicher erwiesen anzusehen und jedenfalls nicht so allgemein ist, wie gewöhnlich angenommen wurde, da Hüfner[5]) bei bestimmten Fäulnissvorgängen gar keine Produktion von Stickgas nachweisen konnte. Solche Entstehung von Stickstoff fordert aber gewisse Rückbildungsprozesse von Stickstoffverbindungen, da diese sonst allmählich in einer für das Pflanzenleben unzureichenden Menge in der Natur vorhanden sein würden. Thatsächlich werden, wie schon Cavendish beobachtete, Oxydationsstufen des Stickstoffs bei elektrischen Entladungen in feuchter Luft gebildet, und wie Gewitter dürften wohl auch Vulkane einigen Antheil an Produktion von Stickstoffverbindungen haben, da solche nachweislich beim Verbrennen von Wasserstoff ihren Ursprung nehmen. Hat Schönbein's Annahme, beim Verdampfen von Wasser werde Stickstoff in Verbindung übergeführt, sich als irrig erwiesen, so ist über andere mögliche Regeneration von Stickstoffverbindungen in der Natur noch nicht definitiv entschieden[6]).

Die seit Mulder vielfach und so in jüngerer Zeit von Deherain[7]) und Simon[8]) vertretene und durch Experimente gestützte Annahme, in Humusboden werde unter bestimmten Bedingungen Stickgas in organische Verbindung übergeführt, hat zwar keine Bestätigung durch andere exakte Forscher[9]) gefunden, doch dürfen wir die Möglichkeit solcher Fixation, auch wenn wir die Argumente der obengenannten Forscher nicht zureichend finden, doch nicht schlechthin verwerfen, da zu deren Realisirung, wie das auch Deherain betont, ganz bestimmte und nicht immer erfüllte Bedingungen gehören können. Und an derartige Möglichkeiten müssen wir um so mehr denken, als nach Berthelot[10]) in bestimmten organischen Massen schon bei äusserst geringen elektrischen Wirkungen Stickgas in Verbindung übergeführt wird. Da unbekannt ist, welche Mengen von Stickgas in der Natur aus Verbindungen entstehen und umgekehrt durch elektrische Entladungen regenerirt werden, so lässt sich aus einer Bilanz nicht entnehmen, ob freier Stickstoff noch in anderer Weise als durch Gewitter in Verbindungen übergeführt werden muss.

Die Experimente Boussingault's und Anderer, welche keine Zunahme des Stickstoff-

---

1) Bot. Ztg. 1862, p. 393. 2) Ebenda 1871, p. 280.

3) Chem. Centralblatt 1871, p. 520.

4) Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100. Rauwenhoff (Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 219) fand NH_3 nur bei Erbsen nach beendigter Keimung. — M. Schulz (Journal f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, p. 129) gibt sogar Bildung von N an.

5) Journal f. prakt. Chem. 1876, N. F., Bd. 13, p. 292. Anderweitige Literatur bei König u. Kiesow, Landwirthschaftl. Jahrb. 1873, Bd. 2, p. 107.

6) Eine Zusammenstellung bei E. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 695.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1873, V sér., Bd. 18, p. 177.

8) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 452.

9) W. Wolf, Annal. d. Landwirthschaft 1872, p. 191; Boussingault, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 477; Schlösing ebenda Bd. 83, p. 933.

10) Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 1283 u. in d. folgenden Jahrgängen. Annal. d. chim. et d. phys. 1878, V sér., Bd. 12, p. 445.

gehaltes der Pflanze ergeben, können in unserer Frage um so weniger als entscheidend angesehen werden, als in humusfreien Bodenarten cultivirt wurde. Wohl aber wird in allen Versuchsanstellungen die Möglichkeit einer indirekten Versorgung mit Stickstoffverbindungen, indem diese etwa im Substrate aus Stickgas entstehen, ins Auge zu fassen sein. Ebenso darf die Wirkung von Ozon oder nascirendem Wasserstoff in humusfreiem[1] und humushaltigem Boden nicht ohne weiteres als identisch angesprochen werden.

Werth verschiedener Stickstoffverbindungen als Nährmaterial. Durch Versuche Boussingault's[2] mit Kresse, Lupinen u. a. Pflanzen wurde definitiv entschieden, dass für Phanerogamen die Salpetersäure eine bessere Stickstoffquelle als Ammoniak ist, und deshalb mit jener die Pflanzen besser gedeihen und in gleicher Zeit ansehnlicheres Trockengewicht erzeugen, als mit Ammoniaksalzen, welche übrigens unter Umständen eine abschliessende Entwicklung einer Pflanze gestatten. Die Resultate dieser durch Cultur in Quarzsand, Bimsstein etc. ausgeführten Versuche haben weiterhin, insbesondere durch zahlreiche mit Hülfe der Wasserculturmethode ausgeführte Experimente Bestätigung gefunden[3]. Ob durch gleichzeitige Anwesenheit von Salpetersäure und Ammoniak ein Vortheil für die Pflanze entspringt, lassen die vorliegenden Experimente nicht beurtheilen. Saussure[4], welcher annahm, dass die Pflanze organischer Stickstoffverbindungen bedürfe, und Ammoniak als Lösungsmittel von Bodenbestandtheilen Vortheil biete, war ebenso im Irrthum wie Liebig[5], nach welchem organische Stickstoffverbindungen überhaupt nicht in der Pflanze verarbeitet werden, und Ammoniak die beste Stickstoffnahrung sein sollte. Für die Sprosspilze ist dagegen, wie durch Pasteur betont wurde, Ammoniak eine gute, dagegen nach A. Mayer[6] und Nägeli[7] Salpetersäure eine sehr schlechte Stickstoffnahrung. Die Salpetersäure ernährt wohl nach Nägeli die Spaltpilze, indess entschieden weniger gut als Ammoniak, für die Schimmelpilze endlich scheinen Ammoniak und Salpetersäure gleichwerthige Stickstoffnahrung zu sein[8], und auch der alkoholische Gährung erregende Mucor racemosus kommt nach Fitz[9] mit Nitraten gut fort. Die Salze der salpetrigen Säure haben sich zur Ernährung von Phanerogamen[10] und Schimmelpilzen ungeeignet[11] erwiesen, können aber von Spaltpilzen offenbar deshalb nutzbar gemacht werden, weil diese durch Reduktion nachweislich Ammoniak aus Nitraten wie aus Nitriten bilden[12].

Die Phanerogamen vermögen wohl verschiedene organische Stickstoffverbindungen zu assimiliren, kommen jedoch mit keinem der bisher benutzten Stoffe so gut wie mit Salpetersäure, meist nicht besser als mit Ammoniak fort, während die Pilze von gewissen organischen Stickstoffverbindungen entschiedenen Vortheil haben[13], und einzelne, wie früher bemerkt, solcher organischen Stickstoffnahrung bedürfen. Nach den zumeist mit Mais, Hafer, Roggen, Buchwaizen gewöhnlich in Wassercultur, theilweise auch in Sand angestellten Culturversuchen haben sich mehr oder weniger geeignet zur Assimilation in Phanerogamen erwiesen: Harnstoff, Glycocoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure, Acetamid, Propylamin[14]. Diese Stoffe können sämmtlich auch Pilzen als Stick-

---

1) Mit negativem Resultate von Lawes, Gilbert, Pugh untersucht.

2) Agronomie, Chim. agricole etc. 1860, Bd. I, p. 154. Auch Annal. d. scienc. naturell. 1855, IV sér., Bd. 4, p. 32, u. 1857, IV sér., Bd. 6, p. 1.

3) z. B. Rautenberg u. Kühn, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 355, Lucanus, ibid. 1865, Bd. 7, p. 364. Ausserdem kamen noch Hampe, Hosaeus, Birner, Lucanus u. A. zu gleichem Resultat.

4) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1842, Bd. 42, p. 286. 5) Ebenda p. 296.

6) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 69.

7) Ernährung d. niederen Pilze. Sitzungsb. Bair. Akad. d. 5. Juli 1879, p. 281.

8) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. 1862, III sér., Bd. 64, p. 106; Raulin, Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 226; Nägeli l. c.

9) Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, Bd. 8, p. 1540.

10) Birner u. Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 128.

11) Raulin l. c. p. 229. 12) Nägeli l. c. p. 298. 13) Vgl. Nägeli l. c. p. 287.

14) Diese Versuche sind angestellt mit Wasserculturmethode von Hampe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 308, 1866, Bd. 8, p. 255, 1867, Bd. 9, p. 49, 1868, Bd. 10, p. 180, Knop u. Wolf, ibid. 1865, Bd. 7, p. 463 u. Chem. Centralblatt 1866, p. 744; Birner u. Lucanus, Ver-

stoffnahrung dienen, doch ist Kreatin nach A. Mayer[1]) für Hefe ein sehr schlechter Nährstoff, während Schimmelpilze, nach ihrem Auftreten in solcher Nährlösung zu urtheilen, damit fortkommen. Für Pilze sind ausserdem als brauchbare Stickstoffnahrung bekannt: Aethylamin[2]), Syntonin, Allantoin[3]), Methylamin[4]), Eiweissstoffe und Peptone. Wie weit diese für Phanerogamen geeignete Stickstoffnahrung sind, ist noch zu prüfen, doch dürften Eiweissstoffe die Blüthenpflanzen, abgesehen von den fleischverdauenden, nicht gut ernähren, weil sie nicht aufgenommen werden[5]). Deshalb sind eben auch die Eiweissstoffe eine ganz schlechte Nahrung für die nicht peptonisirenden Hefezellen, während sie nach Zusatz von Pepsin gut verwendbar sind[6]).

Die Aufnahmefähigkeit ist ja immer eine unerlässliche Bedingung für die Nutzbarmachung eines Stoffes, und die besonders reichlich Fermente ausscheidenden Spaltpilze müssen dieserhalb manche Körper als Nahrung benutzen können, die anderen Pflanzen unzugänglich sind. Gewisse Zerspaltungen kommen auch durch Phanerogamen zu Wege, da nach Wagner (1869) Hippursäure in das allein nutzbare Glycocoll und in Benzoesäure zerfällt. Die anderen organischen Nährstoffe scheinen in das Innere der Pflanze als solche zu gelangen, da wenigstens Harnstoff (Hampe 1867), Tyrosin (Wolff 1868) und Kreatin (Wagner 1870) innerhalb der damit ernährten Pflanze nachgewiesen werden konnten. Auch bleiben Salpetersäure und Ammoniak, soweit sie nicht consumirt werden, unverändert in der Lösung oder dem Nährboden, wenn Spaltpilze nicht hinzukommen, die allerdings, je nach Umständen, sowohl Ammoniak zu Salpetersäure zu oxydiren, als auch umgekehrt diese zu Ammoniak zu reduciren vermögen.

Unfähig zur Assimilation in Phanerogamen sind nach Knop und Wolf (1865) Nitrobenzoesäure, Amidobenzoesäure, Pikrinsäure, Thiosinamin, Morphin, Chinin, Cinchonin, Caffein, Ferrocyankalium, Ferridcyankalium. Soweit diese Körper auf ihren Nährwerth für Pilze geprüft sind (Caffein für Hefe von A. Mayer, Nitrobenzoesäure, Pikrinsäure, Chinin, Strychnin, Ferrocyankalium von Nägeli), haben sich dieselben gleichfalls ungeeignet erwiesen, doch kommt mit Pikrinsäure, Chinin und Strychnin eine ganz schwache Pilzvegetation zu Wege. Auf Blüthenpflanzen machten Ferrocyankalium, Ferridcyankalium und Thiosinamin einen direkt schädlichen Einfluss geltend, während die Gegenwart vom Cinchonin und Chinin ein Gedeihen mit anderen Stickstoffverbindungen nicht hinderte. Aus den schon bei organischer stickstofffreier Nahrung angedeuteten Gründen ist aus der chemischen Struktur kein bestimmter Schluss auf den Nährwerth eines Stoffes zu machen. Nach den vorliegenden Erfahrungen erscheinen Nitroverbindungen und Körper, in welchen der Stickstoff im Cyanradikal enthalten ist, für die Assimilation ungeeignet. Dass indess nicht alle Amidokörper geeignete Nahrung sind, zeigt u. a. das Caffein, welches als Zerspaltungsprodukte Derivate des Glycocolls und des Harnstoffes liefert. Uebrigens lehren die Erfahrungen mit Caffein und Alkaloiden zugleich, dass nicht alle Produkte des pflanzlichen Stoffwechsels geeignete Stickstoffnahrung sind.

Unter natürlichen Verhältnissen beziehen die Landpflanzen ihre Stickstoffnahrung wesentlich aus der Bodenlösung, doch werden wohl auch geringe Mengen gasförmigen Ammoniaks aufgenommen. Dass auf diesem Wege nicht sehr erhebliche Mengen gewonnen werden, ergibt sich aus der geringen Stickstoffzunahme in Pflanzen, welche in einem stickstofffreien Boden, gedeckt gegen Regen, an freier Luft erzogen wurden, wobei zudem der Boden Ammoniak zu absorbiren vermochte[7]). Wenn dieser Weg ausgeschlossen, vermögen übrigens die Pflanzen doch direkt etwas Ammoniak aus der Luft aufzunehmen, wie die

---

suchsstat. 1866, Bd. 8, p. 128; Beyer, ibid. Bd. 9, p. 480, Bd. 11, p. 270; W. Wolff, ibid. Bd. 10, p. 13; P. Wagner, ibid. Bd. 11, p. 292, Bd. 13, p. 69; Bente, Bot. Jahresb. 1874, p. 838. Mit Cultur in Sandboden Johnson, Versuchsstat. Bd. 8, p. 235, Ville, Compt. rend. Bd. 65, p. 32 u. (?) Cameron, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 145.

1) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 61. — Nach A. Schulz (Bot. Jahresb. 1877, p. 85) soll Saccharomyces mycoderma Guanin u. Harnsäure nicht assimiliren.

2) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. l. c. (1862),

3) A. Mayer l. c. 4) Nägeli l. c. 5) Bente l. c. fand Casein ungeeignet.

6) Vgl. Nägeli l. c., p. 302.

7) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 117; Bretschneider, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 123.

bezüglichen Versuche von Sachs[1], A. Mayer[2] und Schlösing[3] erweisen. In normalem Culturboden steht im Allgemeinen den Blüthenpflanzen die für sie günstige Salpetersäure zu Gebote, weil diese sowohl aus verwesenden organischen Massen, als auch aus Ammoniak entsteht[4], und zwar durch einen Oxydationsprozess, welcher nach neueren Untersuchungen durch Spaltpilze vermittelt wird[5]. Das nur allmähliche Fortschreiten dieser Oxydation hat übrigens für die Stickstoffökonomie im Boden einen grossen Vortheil, da die Salpetersäure durch Wasser ausgewaschen wird, die organischen Stickstoffverbindungen des Bodens aber in Wasser unlöslich sind, und Ammoniak absorbirt und zurückgehalten wird. Eine Bilanz zwischen den mit meteorischen Niederschlägen u. s. w. dem Boden zugeführten und den mit Ernten dem Ackerboden entzogenen Stickstoffverbindungen kann als eine Frage von wesentlich praktischer Bedeutung hier nicht discutirt werden[6].

Die entstehenden Produkte.

§ 49. Da in einer aus Samen erzogenen Phanerogame oder in einer aus einer Spore erzogenen Pilzmasse, gegenüber den Keimorganen, ein Vielfaches von Proteinstoffen vorhanden ist, so kann deren synthetische Bildung in der Pflanze nicht zweifelhaft sein. Ausser den Eiweissstoffen finden sich in den Pflanzen in öfters erheblicher Menge andere organische Stickstoffverbindungen, wie z. B. Amide (Asparagin u. a.), welche allerdings in gegebenen Fällen, so beim Keimen der Samen von Leguminosen, durch Zerspaltung von Eiweissstoffen entstehen, jedoch in anderen Fällen wohl Produkte der Synthese sein mögen. Da nun solche Amide, sowohl wenn sie durch Zerspaltung in der Pflanze entstanden, als auch dann, wenn sie als Stickstoffnahrung der Pflanze von Aussen geboten werden, zur Bildung von Proteinstoffen geeignet sind, so liegt der Gedanke nahe, es möchten überhaupt solche einfache organische Stickstoffverbindungen, auch wenn Salpetersäure oder Ammoniak als Nährstoffe gegeben sind, zunächst in der Pflanze erzeugt, und weiter aus diesen, nöthigenfalls unter Mitwirkung stickstofffreier Körper, die ja thatsächlich sehr complex aufgebauten Eiweissmoleküle formirt werden.

Ausgeschlossen ist natürlich dann nicht, dass in dem einen Falle Eiweissstoffe sehr schnell ins Leben treten, in dem andern Falle der synthetische Prozess sich langsamer vollzieht und vielleicht gar nicht bis zur Bildung von Proteinstoffen führt. Eine bestimmte Einsicht in diesen Assimilationsprozess ist freilich bis dahin nicht gewonnen, und es lässt sich nicht sagen, ob jemals so schnell, wie die Stärke bei der Kohlenstoffassimilation, Proteinstoffe aus ihren entfernteren Componenten, etwa aus Salpetersäure und Zucker, erzeugt werden, oder ob sich die Synthese immer stufenweise abspielt. Auf den Mangel anderer organischer Stickstoffverbindungen in der Pflanze lässt sich in dieser Frage nicht wohl eine Antwort bauen, da jene früher vernachlässigt wurden, nach den Erfahrungen jüngerer Zeit in thätigen Pflanzenorganen aber sehr ver-

---

1) Jahresb. d. Agrikulturchem. 1860—61, p. 78.

2) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 329. 3) Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 700.

4) Vgl. Boussingault, Agronomie 1861, Bd. 2, p. 1; Knop u. W. Wolf, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 67 u. 1863, Bd. 5, p. 157.

5) Schlösing u. Müntz, Compt. rend. 1877, Bd. 85, p. 1018 u. 1879, Bd. 89, p. 1047; Warington, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 161; Soyka, Zeitschrift f. Biologie 1878, Bd. 14, p. 449.

6) Vgl. A. Mayer, Agrikulturchem. 1876, II. Aufl., Bd. 1, p. 187.

breitet zu sein scheinen. Freilich könnten diese einfachern organischen Stickstoffverbindungen ebensowohl immer Produkte der Eiweisszersetzung sein, und so dürfen wir gerade diesen bestimmten Modus der Synthese von Proteinstoffen nicht als den einzig zulässigen hinstellen, um so weniger, als ja die Pflanzen mannigfache Stickstoffverbindungen zu verarbeiten vermögen.

Die Synthese organischer Stickstoffsubstanz ist eine Funktion des lebendigen Protoplasmakörpers, in dem sicher der ganze Prozess dann verläuft, wenn Zellsaft nicht vorhanden ist, während bei dessen Existenz es dahin gestellt bleiben muss, ob einzelne Phasen des Vorganges in dem Zellsaft sich abspielen können. Die Fähigkeit, Eiweissstoffe zu bilden, kommt, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, sowohl chlorophyllführenden als chlorophyllfreien Zellen zu. Doch ist mit den dort erwähnten Erfahrungen nicht ausgeschlossen, dass in höheren Pflanzen eine gewisse Arbeitstheilung hinsichtlich der Synthese von Proteinstoffen Platz gegriffen hat, selbst wenn jede einzelne Zelle zu solcher Produktion potentiell befähigt ist. Da in keimenden Lupinen und anderen Leguminosen das aus Reserveproteinstoffen entstehende Asparagin in wachsenden Wurzel-, Stengel- und Blatttheilen zur Regeneration von Proteinstoffen verwandt wird (vgl. § 60), so mögen auch wohl überhaupt verschiedene Organe in Phanerogamen Eiweissstoffe bilden. Nach einigen Erfahrungen über den Erfolg von Ringelungen scheint an der entwickelteren Pflanze in grünen Blättern eine ausgiebige Eiweisssynthese stattzufinden, und das gebildete Material von hier aus in den Cambiformzellen zu anderen Organen geleitet zu werden [1]). Die Vertheilung der Salpetersäure, welche, insbesondere wenn Nitrate reichlich im Substrate geboten sind, in ziemlicher Menge in den Pflanzen sich findet [2], spricht zu Gunsten einer solchen Proteinstoffproduktion in den Blättern, da wenigstens häufig, jedoch keineswegs immer, in den Blättern weniger Salpetersäure als in Stengeln und Wurzeln gefunden wurde [3]. Die einfache Constatirung dieser Vertheilung kann freilich als entscheidend nicht angesehen werden, da auch andere Ursachen als verstärkter Consum eine differente Vertheilung eines Stoffes in der Pflanze herbeiführen. So sind auch Schlüsse von grösserer Tragweite nicht darauf zu bauen, dass bei Ernährung mit organischen Stickstoffverbindungen Harnstoff von Hampe und Kreatin von Wagner wesentlich in Blättern, Tyrosin von Wolff allein in der Wurzel der in Wassercultur erzogenen Pflanzen aufgefunden werden konnten.

Zwar ist über die Constitution der Proteinstoffe in chemischer Hinsicht sehr wenig bekannt, doch ist soviel gewiss, dass dieselben ein sehr complicirt aufgebautes Molekül besitzen, und nach Schützenberger [4] würde es sich um ein complexes Ureid handeln. Nach den Zerspaltungsprodukten, die von diesem, theilweise auch schon von anderen Forschern [5]

---

1) Sachs, Flora 1862, p. 298.

2) Bullion nach Saussure, Rech. chim. 1804, p. 263; Dessaignes, Jahresb. d. Chemie 1854, p. 649; Boussingault, Agronom. 1860, Bd. 1, p. 158; Sullivan, Annal. d. scienc. naturell. 1854, IV. ser., Bd. 9, p. 293. Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1876, IX. Aufl., p. 46.

3) Zu vgl. Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1865, p. 87; Hoffmann, Archiv f. Pharmacie 1865, Bd. 122, p. 193; Frühling, Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 9 u. 150; Sorokin, Bot. Jahresb. 1875, p. 871; Emmerling, Versuchsstat. 1880, Bd. 24, p. 136.

4) Chem. Centralblatt 1875, Nr. 39—41; Bot. Jahresb. 1876, p. 860.

5) Vgl. Sachsse, Chemie u. Physiologie d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 328.

erhalten wurden, sind als constituirende Gruppen in dem Eiweissmolekül u. a. enthalten Amidosäuren und andere Amidkörper, ferner eine Sulfosäure (Gruppe des Taurins) und ein Benzolderivat, das z. B. in dem als Zerspaltungsprodukt erhaltenen Tyrosin auftritt. Viele der Zersetzungsprodukte, welche auf künstlichem Wege erhalten werden, treten auch in der Pflanze auf (§ 59), und eine Zusammenfügung der nöthigen Componenten, resp. deren zuvoriges Entstehen wird man ins Auge zu fassen haben, wenn es sich um die Frage handelt, ob Eiweissstoffe successiv aufgebaut werden. Irgend eine bestimmte Hypothese lässt sich freilich in keiner Weise wahrscheinlich machen, und denkbar ist auch, dass gleichzeitig mit der Entstehung des Eiweisses, etwa aus Salpetersäure und Kohlehydraten, erst die Molekulverkettungen eintreten, auf welche die Zerspaltungsprodukte der Proteinstoffe hinweisen. Uebrigens stehen auch im Brenzcatechin, Phloroglucin, Gerbsäure u. a. präformirte Benzolderivate in der Pflanze zur Verfügung, und Sulfosäuren wird fernere Forschung, so gut wie im thierischen Organismus, auch in der Pflanze wohl als verbreitetere Produkte kennen lernen. Auch kommt offenbar eine Synthese auf dem durch die Zerlegung im Allgemeinen vorgezeichneten Wege zu Stande, wenn aus Asparagin, Tyrosin und anderen Stoffen Proteinkörper formirt werden. Dass es zu dieser Synthese bei Verwendung von Asparagin der Mitwirkung stickstofffreier Substanz bedarf, geht aus dem Verhalten von keimenden Lupinen in kohlensäurefreier Luft hervor, indem in diesen mit Unterdrückung der Kohlenstoffassimilation die Regeneration des durch Zerspaltung von Proteinstoffen in der Pflanze entstandenen Asparagins zu Eiweissstoffen unterbleibt[1]. Nach Nägeli's[2] Erfahrungen ist Asparagin allein auch für Schimmelpilze kein zuträgliches Nahrungsmittel, während diese mit manchen anderen Stickstoffverbindungen als einziger organischer Nahrung gut fortkommen. Wollte man aber auf Grund solcher Erfahrungen etwa weiter folgern, dass bei Ernährung von Pilzen mit äpfelsaurem Ammoniak zunächst das Amid jener Säure, das Asparagin, entstehe, so würde man damit schwerlich den in der Pflanze thatsächlich sich vollziehenden Vorgängen näher getreten sein[3]).

Je nachdem aus diesen oder jenen Stoffen Eiweissstoffe formirt werden, müssen in der Gesammtkette der synthetischen Prozesse mindestens gewisse Unterschiede sich geltend machen. Das wird auch der Fall sein, wenn das eine Mal Ammoniak, das andere Mal Salpetersäure in Phanerogamen verarbeitet wird, denn wir haben durchaus keinen Grund zu der Annahme, dass zunächst aus Salpetersäure Ammoniak entstehe oder die umgekehrte Verwandlung vor sich gehe. Solche vorausgehende Bildung von Ammoniak muss im Gegentheil zurückgewiesen werden, weil die nachweislich in die Blüthenpflanzen eintretenden Ammoniaksalze eine weit weniger gute Stickstoffnahrung für Blüthenpflanzen sind, und auch den Sprosspilzen muss solche Fähigkeit abgehen, da sie mit Nitraten sich nicht zu ernähren vermögen. Die von Spaltpilzen thatsächlich ausgeführte Reduktion kennzeichnet also eine spezifische, aber nicht allen Pflanzen zukommende Eigenschaft, und ebenso ist es durch spezifische, uns unbekannte Qualitäten bedingt, dass Sprosspilze mit der besten Stickstoffnahrung der Phanerogamen nicht fortkommen. Uebrigens ist gelegentliche Entstehung von Ammoniak in Blüthenpflanzen, sei es durch Reduktion von Nitraten oder durch Zerspaltung organischer Stickstoffverbindungen, deshalb nicht ausgeschlossen[4]).

Chemische Gleichungen haben als Mittel zur Veranschaulichung der Entstehung von Albuminaten aus anorganischen oder organischen Stickstoffverbindungen derzeit zu wenig Werth, um solche hier einer Discussion zu unterziehen[5]). Uebrigens sind auch Synthesen, welche eine äussere Arbeit fordern, keineswegs von vornherein auszuschliessen, da ja in der Pflanze durch Zerspaltungsprozesse, wie sie u. a. in der Athmung gegeben sind, Energie aktuell wird.

---

1) Pfeffer, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1873, p. 780. 2) L. c. p. 341.

3) Loew (Chem. Centralblatt 1880, p. 606) suchte jüngst die Eiweisskörper als condensirte und polymere Derivate eines Aldehyds der Asparaginsäure anzusprechen.

4) Vgl. Hosaeus, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100; Sabanin u. Laskovsky, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 407; E. Schulze u. W. Umlauft, Landwirthschaftl. Jahrbücher 1876, Bd. 5, p. 854.

5) Vgl. z. B. A. Mayer, Agrikulturchemie 1876, II. Aufl., Bd. I, p. 155; Sachsse, Die Farbstoffe, Kohlehydrate u. s. w. 1877, p. 253; Nägeli l. c., p. 297.

Abschnitt IV. Die Aschenbestandtheile der Pflanze.

Die nothwendigen Elementarstoffe.

§ 50. Ausser Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel, deren Unentbehrlichkeit sich aus den vorigen Abschnitten ergibt, bedarf eine jede Pflanze auch einer gewissen Menge von anderen Elementarstoffen, und zwar sind dieses sämmtlich in der Asche zurückbleibende Körper. Da aber die Pflanzen auch Stoffe aufnehmen, deren sie nicht bedürfen, so konnte über die Unentbehrlichkeit nicht nach dem Vorkommen unter den Aschenbestandtheilen, sondern nur nach Versuchen entschieden werden, aus welchen sich ergab, dass bei Ausschluss des fraglichen Stoffes ein Gedeihen nicht möglich war. Nach solchen, übrigens mit mannigfachen Schwierigkeiten verknüpften Experimenten bedürfen nicht alle Pflanzen derselben Elementarstoffe, und insbesondere kommen Pilze in Nährlösungen fort, in welchen Blüthenpflanzen nicht die für sie unentbehrlichen Aschenbestandtheile finden.

Nach den bisherigen Erfahrungen sind für die Phanerogamen Kalium, Calcium, Magnesium und Phosphor unentbehrliche Aschenbestandtheile, während nach Nägeli [1]) Schimmelpilze, Spaltpilze und Sprosspilze mit weniger Elementarstoffen auskommen, indem Calcium, Magnesium, Strontium und Baryum sich gegenseitig vertreten können, und das Vorhandensein einer dieser alkalischen Erden ausreicht, um eine völlige Entwicklung zu gestatten. Ferner kann in Pilzen, nicht aber in Phanerogamen, Kalium durch Rubidium oder Caesium, nicht aber durch alkalische Erden ersetzt werden, und ebenso kommen Pilze dann nicht fort, wenn ihnen von Alkalien nur Natrium, Lithium oder Ammonium geboten werden. Die Pilze scheinen auch Eisen nicht zu bedürfen, welches wenigstens für chlorophyllführende Pflanzen unentbehrlich ist, während für die chlorophyllfreien Phanerogamen keine empirischen Erfahrungen vorliegen. Von anderen Elementarstoffen hat sich keiner als nothwendiger Aschenbestandtheil für eine Pflanze erwiesen; insbesondere ist das in den Pflanzen verbreitete und oft in sehr grosser Menge vorkommende Silicium entbehrlich, und ohne Natrium und Chlor haben auch solche Pflanzen erzogen werden können, welche von diesen Elementen an ihren natürlichen Standorten sehr viel aufnehmen.

In den Phanerogamen sind also Kalium, Magnesium, Calcium zu bestimmten, für den Organismus unentbehrlichen Funktionen nöthig, welche entweder in den Pilzen fehlen oder, was wahrscheinlicher scheint, mit den genannten substituirenden Elementen ausführbar sein müssen. Die Entbehrlichkeit des Eisens in Pilzen mag wohl mit dem Ausfall der Chlorophyllkörper zusammenhängen, da es nachweislich zur Bildung dieser unentbehrlich ist und übrigens durch Cobalt, Nickel, Zink oder einen anderen Stoff nicht ersetzt werden kann.

Können nun auch in Pilzen die alkalischen Erden und gewisse Alkalien sich vertreten, so kann doch nach chemischer und physikalischer Verwandtschaft von Körpern nicht auf Substitutionsfähigkeit geschlossen werden, wie

---

1) Sitzungsb. d. Bair. Akademie 5. Juli 1879, p. 340.

nicht nur die Erfahrungen mit Blüthenpflanzen, sondern auch mit Pilzen lehren, in welchen ja Kalium, Caesium und Rubidium nicht durch Natrium und Lithium ersetzt werden können. Warum in Phanerogamen Kalium nicht durch die anderen zuerst genannten Alkalien vertreten werden kann, und diese in Pilzen nicht durch Natrium und Lithium ersetzt werden können, sind Fragen, deren Beantwortung erst zu erwarten sein wird, wenn ein tieferer Einblick in die Molekularprozesse gewonnen ist, bei welchen die genannten Elemente mitwirken. Von diosmotischen Eigenschaften kann das differente Verhalten der fraglichen Elemente nicht herrühren, da u. a. Natrium nachweislich in erheblicher Menge in Zellen aufgenommen wird. Die Vermuthung Nägeli's (l. c. p. 348), dass die Salze von Kalium, Caesium und Rubidium, ihrer geringeren Affinität zum Wasser halber, zu bestimmten Umlagerungen im Organismus befähigt seien, die mit den wasserreichere Molekülverbindungen eingehenden Salzen der anderen Alkalien und der alkalischen Erden nicht vollbracht werden können, lässt sich zu einer wahrscheinlichen Hypothese auf Grund derzeitiger Erfahrungen nicht erheben.

Von unentbehrlichen Elementarstoffen findet sich sehr häufig in der Pflanze eine grössere Menge, als zu normalem Gedeihen durchaus nöthig ist. Diese Mehraufnahme ist aber jedenfalls durch irgend welche Vorgänge in der Pflanze verursacht, welche wohl sicher zum Theil sich auch dann vollziehen, wenn etwa die gerade nur nöthige Menge von Kalium zur Verfügung steht, und die unter solchen Umständen augenscheinlich dahin führen, dass andere Alkalien oder vielleicht auch alkalische Erden in vermehrter Menge in die Pflanze aufgenommen werden, also eine partielle Vertretung des Kaliums durch Natrium, des Magnesiums durch Calcium u. s. w. stattfindet. Deutet hierauf schon die bei verschiedenem Nährboden ungleiche Zusammensetzung der Asche hin (vgl. § 12), so sind als beweisend von O. Wolff[1] angestellte Wasserculturversuche anzusehen, in welchen, bei sonst ganz gleicher Zusammensetzung der Nährlösung, Kalium zu $^1/_4$ bis $^7/_8$ durch Natrium ersetzt wurde, und mit Zunahme dieses letzteren in der Asche der geernteten Haferpflanze Kalium erheblich vermindert war, während die übrigen Aschenbestandtheile in procentisch ungefähr gleicher Menge sich fanden. Als z. B. in dem aufgelösten Salzgemenge 42,83 Proc. Kali und 7,03 Proc. Natron vorhanden waren, enthielt die Reinasche der geernteten Pflanze 50,28 Proc. Kali und 3,79 Proc. Natron, während 30,69 Proc. Kali und 22,04 Proc. Natron gefunden wurden, als ein Salzgemenge mit 11,65 Proc. Kali und 33,61 Proc. Natron angewandt worden war. Ein ähnliches Resultat lieferten auch die Versuche, in welchen Calcium partiell durch Magnesium vertreten war.

Ein für die Pflanze nothwendiger Elementarstoff (resp. dessen Verbindungen) ist eben nicht für alle Funktionen unentbehrlich, an welchen er im Stande ist Theil zu nehmen, und fernere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, in welchen besonderen Vorgängen das Kalium durch Natrium oder sonst ein Element durch ein anderes ersetzt werden kann. Es ist z. B. nicht unwahrscheinlich, dass im Stoffwechsel gebildete organische Säuren durch verschiedene Basen neutralisirt werden können, und je nach den der Pflanze zur Verfügung stehenden Salzen eine grössere Menge eines bestimmten Alkalis oder einer al-

1) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 370.

kalischen Erde zurückbehalten wird, wobei zugleich die fraglichen Basen als Transportmittel von aufzunehmenden Säuren bis zu einem gewissen Grade gleichwerthig sein mögen. Liebig [1] war freilich im Unrecht, als er eine weitgehende gegenseitige Vertretung der Basen postulirte, welche ihm wohl namentlich deshalb wahrscheinlich schien, weil er geneigt war, in der Neutralisation von Säuren die einzige Rolle der Alkalien und alkalischen Erden zu sehen. Die schon von C. Sprengel [2] ausgesprochene und bis in die jüngste Zeit herrschende Ansicht, eine jede gegenseitige Vertretung der Aschenbestandtheile sei unmöglich, entspricht nach den mitgetheilten Thatsachen freilich auch nicht dem wahren Sachverhalt.

Ein thatsächlich entbehrlicher Stoff kann immerhin noch nützlich für die Pflanze sein, und für das Fortkommen dieser ist es ohnehin nicht gleichgültig, in welchem Verhältniss und in welcher Verbindung die Aschenbestandtheile dargeboten, resp. aufgenommen werden. Ohne auf diesen Punkt näher einzugehen, mag daran erinnert werden, wie zwar Chlor für keine Pflanze nothwendig zu sein scheint, indess bei Mangel von Chloriden eine alkalische Reaktion in Wasserculturen eintreten, und so ein Absterben der Pflanzen erzielt werden kann (§ 12). Vielleicht ist auch die entbehrliche Kieselsäure in indirekter Weise von Vortheil, indem sie den Pflanzentheilen eine grössere Resistenz gegen Eingriffe, etwa gegen das Eindringen von Pilzen, verleiht [3]. Auch hat es Nägeli (l. c. p. 344 u. 365) unentschieden gelassen, ob Pilze gleich gut fortkommen, gleichviel welche der sich vertretenden alkalischen Erden ihnen geboten ist, während Caesium und Rubidium mindestens ebenso gut zu deren Ernährung geeignet sind, wie Kalium. Ob der Nutzen, welchen nach Salm Horstmar eine kleine Menge Fluor oder Lithium für das Gedeihen von Phanerogamen, und nach Raulin der Zusatz verschiedener Stoffe für das Gedeihen von Schimmelpilzen haben soll, nicht durch andere Verhältnisse, als durch die Gegenwart an sich unnöthiger Stoffe bedingt wurde, muss dahin gestellt bleiben. Dass derartige Wirkungen möglich sind, können die Sprosspilze zeigen, welche nach Zusatz von etwas Pepsin mit ihnen sonst nicht zugänglichen Eiweissstoffen sich zu ernähren vermögen.

Die Aschenbestandtheile machen gewöhnlich nur einen kleinen Theil der Trockensubstanz, zumeist zwischen 1 bis 10 Procent, aus, können indess gelegentlich auch bis auf 30 Procent und vereinzelt noch höher steigen [4]. Bei derselben Pflanzenart kann die Menge der Gesammtasche und ebenso deren Zusammensetzung in weiten Grenzen schwanken, doch trifft man im Allgemeinen das nothwendige Eisen in nur geringer Quantität an, auch ist Schwefel zuweilen nicht reichlich vorhanden, während die entbehrliche Kieselsäure gelegentlich mehr als 50 Proc. der Asche ausmacht. Die Anhäufung eines Stoffes in der Pflanze zeigt nur an, dass derselbe aufgenommen und in unlösliche, resp. nicht

---

1) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 87. — Ebenso Mulder, Physiol. Chemie 1844—51, p. 78.

2) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 53.

3) So vermuthet Johnson, Wie die Feldfrüchte wachsen, übers. von Liebig 1872, p. 205.

4) Zahlreiche Belege bei E. Wolff, Aschenanalysen von landwirthschaftl. Produkten u. s. w. 1871.

diosmirende Form in der Pflanze verwandelt wird, während solche ansammelnde Ursache da nicht ausgiebig thätig ist, wo ein in die Pflanze eintretender Körper nur in Spuren sich in der Asche findet (vgl. § 12).

Ist aber auch die Menge von Eisen, dessen Phanerogamen, von Schwefel, dessen Pilze bedürfen, eine nur geringe, so sind diese Stoffe deshalb doch ebenso unentbehrlich wie andere Stoffe, von denen die Pflanze als Minimum ein weit grösseres Quantum zur Verfügung haben muss[1]. Im Allgemeinen ist es schwieriger, die Nothwendigkeit eines Stoffes, von dem nur kleine Quantitäten nöthig sind, empirisch darzuthun. Denn mit einer nur geringen Stoffmenge, welche allenfalls in der Nährlösung als Verunreinigung geboten ist, und die unvermeidlich in den Samen oder Sporen sich findet, kann eine eventuell weitgehende Produktion erreicht werden. So ergrünen noch die ersten 2 oder 3 Blätter einer ohne Eisen erzogenen Maispflanze, und ohne Stickstoffzufuhr können Bohnenpflanzen das 4,2 fache der Trockensubstanz des ausgesäeten Samens erreichen[2]. Gänzlich ausschliessen kann man die für die Pflanze unentbehrlichen Stoffe auch in den Fortpflanzungsorganen nicht, doch ist es vortheilhaft, für entscheidende Versuche den fraglichen Aschenbestandtheil möglichst einzuschränken, indem man die Samen oder Sporen von Pflanzen verwendet, welche mit einer möglichst geringen Menge des auf seinen Nährstoffwerth zu prüfenden Elementes erzogen wurden, wie das Nägeli (l. c. p. 364) bei seinen Versuchen mit Penicillium glaucum that. Bleibt ein Elementarstoff nicht in den Organen, in welchen er thätig in den Stoffwechsel eingriff, fixirt, sondern wandert er weiterhin theilweise in andere noch wachsende Theile, so kann es bei solcher haushälterischen Verwendung eine Pflanze relativ weit mit einem kleinen Stoffquantum bringen. Thatsächlich werden u. a. Kalium, Phosphorsäure und Stickstoffverbindungen in erheblicher Menge aus älteren und dann zuweilen absterbenden Blättern in jüngere, noch wachsende Pflanzentheile translocirt.

Da auch ohne Zufuhr von Aschenbestandtheilen auf Kosten der in Samen u. s. w. enthaltenen Stoffe eine gewisse Entwicklung zu Wege kommt, ja eine Bohne es unter solchen Umständen bis zum Blühen bringt, so kann nicht ein gewisses Wachsen, sondern das Gedeihen und die Produktion, im Vergleich zu anderen normal ernährten Pflanzen, darüber entscheiden, ob der Pflanze die nöthigen Nährstoffe fehlen. Um über die Nothwendigkeit oder Entbehrlichkeit eines Elementarstoffes ins Klare zu kommen, wird man diesen fern halten müssen, während alle übrigen Aschenbestandtheile der Pflanze zur Verfügung stehen, und überhaupt normale Ernährungsbedingungen geboten sind. Die Darbietung eines einzelnen Stoffes vermag dagegen über den Nährwerth dieses gar nichts auszusagen, da es zum Fortkommen der Pflanze des Zusammenwirkens verschiedener Elementarstoffe bedarf, und ein Stillstand der Entwicklung ja immer unvermeidlich ist, wenn auch nur eine der unerlässlichen Bedingungen nicht erfüllt ist, sowie ja auch eine Uhr zum Stillstand kommt, sobald nur eines der zum Betriebe nothwendigen Rädchen entfernt wird.

Diese Differenzmethode muss indess, gleichviel, ob man in festen Medien

---

1) Dass die Menge nicht entscheidend ist, hat schon Saussure (Rech. chim. 1804, p. 261) hervorgehoben.

2) Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 64.

oder in Wasser cultivirt, vorsichtig und kritisch gehandhabt werden, um in den Resultaten den wahren Effekt eines Nährstoffes, nicht etwa indirekte Wirkungen zu erhalten. So ist schon erwähnt, wie bei Ausschluss des an sich entbehrlichen Chlors die Nährlösung alkalisch werden, und hierdurch das Gedeihen der Pflanze beeinflusst werden kann. Ferner ist es auch durchaus nicht gleichgültig, in welcher Verbindung Basen oder Säuren der Pflanze geboten werden, und eine Aenderung in dieser Hinsicht wird ja jedesmal herbeigeführt, wenn eine Basis oder eine Säure durch eine äquivalente Menge einer anderen ersetzt wird. Es kann indess auf diese und andere Fehlerquellen hier nicht näher eingegangen werden, da dieselben mit den Verhältnissen variabel und diesen entsprechend in concreten Fällen in Rechnung zu ziehen sind.

Abgesehen von Sauerstoff, welcher auch als Element mit seinen Affinitäten in den Stoffwechsel der Pflanze eingreift, gelangen die Elementarstoffe durchgehends nur in Verbindungen zur Verarbeitung. Die Qualität dieser, auch wenn wir von unlöslichen oder in die Pflanze nicht aufnehmbaren absehen, ist aber keineswegs gleichgültig, wie die schon im vorigen Abschnitt behandelte Unfähigkeit der Hefezellen lehrt, die für Phanerogamen nutzbare Salpetersäure zu assimiliren. Spezifische Differenzen zeigen sich auch für die niederen Oxydationsstufen des Schwefels, die schweflige Säure und die unterschweflige Säure, deren Salze wohl für Pilze [1], nicht aber für Blüthenpflanzen eine gute Nahrung sind, und gewisse Spaltpilze wenigstens scheinen auch Schwefelmetalle und Schwefelwasserstoff verwenden zu können, da dieselben diese Verbindungen produciren und bei deren Gegenwart recht gut fortkommen (vgl. § 69 u. 71). Ob die niederen Oxydationsstufen des Phosphors, welche von Phanerogamen nicht verarbeitet werden, den Pilzen zugänglich sind, ist unbekannt, doch können natürlich nur Verbindungen dieser Körper in Betracht kommen, da diese niederen Oxydationsstufen des Phosphors, wie auch die des Schwefels, im freien Zustand schädlichen Einfluss auf die Organismen haben. Allgemein nutzbare Oxydationsstufen der genannten Elemente sind Schwefelsäure und Phosphorsäure, welche indess begreiflicherweise im freien Zustand, wie auch Alkalien, das Leben der Pflanzen vernichten, sofern sie zu reichlich geboten sind. Uebrigens wird eine geringe saure Reaktion des Nährsubstrates von den meisten Pflanzen vertragen, und Spaltpilze vermögen auch in merklich alkalischer Lösung zu gedeihen, während die Wurzeln von Phanerogamen darin leicht Schaden nehmen und unter Bildung von Schwefeleisen zu Grunde gehen. Bei bestimmter Zusammensetzung der Nährlösung wird alkalische oder auch saure Reaktion mit der Verarbeitung der Nährstoffe herbeigeführt, und so unter Umständen durch die eigene Thätigkeit der Pflanzen eine Grenze des Gedeihens geschaffen. Es kommt dieses sowohl bei höheren Pflanzen vor, wie auch bei Pilzen, unter denen die Spross- und Spaltpilze durch Anhäufung von Gährprodukten nicht selten einen für ferneres Fortkommen ungeeigneten Boden bereiten, und dieser Umstand ist natürlich immer bei Herstellung einer Nährlösung in Betracht zu ziehen.

Im Allgemeinen werden die Aschenbestandtheile als Salze, entweder in anorganischer oder auch in organischer Verbindung, aufgenommen. Halten wir

1) Nägeli (l. c. p. 341).

uns nur an Nährlösungen mit anorganischen Salzen, so lehrt die Erfahrung, dass die Zusammensetzung dieser in ziemlich weiten Grenzen ohne Nachtheil für die Pflanzen schwanken darf, doch wird z. B. das Gedeihen gewöhnlich beeinträchtigt, wenn schwefelsaure oder phosphorsaure Salze zu sehr dominiren, während eine grössere Menge salpetersaurer Salze sich gewöhnlich günstig erweist. Der Regel nach empfiehlt es sich deshalb, Salpetersäure reichlicher als Schwefelsäure und Phosphorsäure, ferner von Basen Kali und Kalk in etwas grösserer Menge als Magnesia zu bieten, und von Eisen ein nur ganz geringes Quantum der Nährlösung zuzusetzen. Fast alle die Nachtheile, welche bei Culturen in Wasser oder in Sand aus der Qualität der zur Ernährung bestimmten Salze entspringen, fallen in einem absorbirenden Humusboden aus den § 14 hervorgehobenen Gründen hinweg, da in Folge der Bindungen und Umlagerungen, welche die Absorption herbeiführt, der Pflanze der Regel nach eine verdünnte und für Ernährung günstige Bodenlösung zur Verfügung steht.

Nachdem mit der Erkenntniss nicht weiter zerlegbarer Elementarstoffe die Chemie reformirt worden war, bedurfte es noch längerer Zeit, ehe die Annahme, die Lebensthätigkeit der Pflanzen vermöge Aschenbestandtheile, also Elemente aus Luft oder aus Wasser zu schaffen, allgemein beseitigt war. Mussten auch die Erfahrungen, welche Marggraf (1764), Wiegleb (1774), Senebier und insbesondere Saussure zu Tage gefördert hatten, den unbefangenen Forscher überzeugen, dass nur die von Aussen eingeführten Elemente in der Pflanze sich finden, so fand doch die gegentheilige, allerdings an Ansehen allmählich verlierende Annahme immer noch Vertreter und ist wohl gänzlich erloschen erst nach den exakten Experimenten von Wiegmann und Polstorff[1], welche leicht durch Culturen in Platinschnitzeln, auch in Sand, nachweisen konnten, dass die aus Samen erzogenen Keimpflanzen nicht mehr und nicht weniger Aschenbestandtheile enthalten, als schon im Samen vorhanden waren[2].

Klarere Vorstellung über die Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile in Pflanzen dürften wohl zuerst Senebier[3] und Saussure[4] gehabt haben, von welchen insbesondere der erstere das Hineinziehen der feuerbeständigen Elemente in den Stoffwechsel betonte und in dieser Hinsicht der folgenden Zeit voraus war, in welcher gar oft die Aschenbestandtheile nur als Reizmittel oder als Lösungsmittel für die in die Pflanze zu befördernden organischen Stoffe angesprochen wurden[5]. Einer korrekten Auffassung begegnen wir aber bei C. Sprengel[6], welcher namentlich hervorhob, dass nicht alle in der Pflanze sich findenden Aschenbestandtheile nothwendige Nährstoffe sind, die nothwendigen feuerbeständigen Elemente aber eine spezifische Bedeutung haben und durch andere Elementarstoffe nicht ersetzt werden können.

Die Unentbehrlichkeit von Aschenbestandtheilen war im Allgemeinen durch die schon mitgetheilten Erfahrungen entschieden, welche der in der Pflanze vorkommenden Aschenbestandtheile aber nothwendig seien, wurde in systematischer Weise erst mit Hülfe der Differenzmethode von Salm Horstmar[7] geprüft. Einzelne Versuche in dieser Richtung, aber nicht immer mit korrekter Fragestellung und Methode, waren schon von Cadet de Cassincourt[8],

---

1) Ueber d. anorg. Bestandth. d. Pflanzen 1842.

2) In historischer Hinsicht vgl. Kopp, Geschichte d. Chemie 1845, III. Bd., p. 42 u. 259; Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 481 u. 566. Auch John, Ernährung d. Pflanzen 1819, p. 73.

3) Physiolog. végétale 1800, Bd. III, p. 28 u. 45. 4) Rech. chimiqu. 1804, p. 261.

5) Vgl. z. B. Meyen, Physiologie 1838, Bd. 2, p. 120.

6) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 1 ff., 351 ff., theilweise schon in Bodenkunde 1837, p. 414.

7) Versuche u. Resultate über die Ernährung d. Pflanzen 1856. Die in dieser Schrift zusammengefassten Arbeiten sind im Journal für prakt. Chem. 1849 (Bd. 46) bis 1855 (Bd. 64) publicirt.

8) Journal d. pharmacie 1818, p. 381.

John (l. c.), Boussingault[1]) u. A. angestellt, und die beiden letztgenannten Forscher verwandten auch lösliche Substanzen nicht abgebende Substrate als Culturboden. Als solcher kamen, nach Auskochen mit Säuren, Sand, Bergkrystallpulver und Zuckerkohle zur Anwendung, und in diesen mit Nährlösung durchtränkten Substraten wurden von Salm Horstmar in mit Wachs überzogenen Zinntöpfen die vergleichenden Culturversuche mit Samen angestellt. Ausser diesen Medien haben Bimsstein und Schwefel, am häufigsten übrigens Quarzsand Verwendung gefunden[2]), und Versuche in diesen können unter Umständen der Wassercultur vorzuziehen sein, welche zumeist freilich entschiedene Vortheile gewährt, da insbesondere der gänzliche Ausschluss von Aschenbestandtheilen leichter gelingt.

Die Wassercultur wurde methodisch bereits von Woodward[3]) verwandt, welcher das für damalige Zeit wichtige Faktum constatirte, dass Pflanzen besser in Flusswasser als in Regenwasser gedeihen, am besten aber in Wasser fortkommen, welches aus Erde lösliche Bestandtheile aufnehmen konnte. Auch wurden Culturversuche mit Zusatz von anorganischen Salzen von diesem Forscher angestellt, welche freilich keine hinsichtlich der Nothwendigkeit der Aschenbestandtheile entscheidenden Resultate lieferten. Die einfache Erziehung von Pflanzen in Wasser, wie sie von Duhamel[4]) u. A. ausgeführt wurde, hat in methodischer Hinsicht, gegenüber den Versuchen Woodward's, wenig Bedeutung, und thatsächlich kam die vergessene Wassercultur zur Entscheidung bestimmter Ernährungsfragen erst wieder in Verwendung, nachdem Sachs[5]) auf die Bedeutung derselben hingewiesen hatte. Von Sachs[6]) wurden dann unter Benutzung zweier Lösungen, von denen jede nur einen Theil der Aschenbestandtheile enthielt, und welche wechselweise der Pflanze dargeboten wurden, Pflanzen mit günstigem Erfolge erzogen, ebenso von Knop[7]), der alle Aschenbestandtheile in eine Lösung vereinigte. Nach dieser Methode sind dann in der Folge sehr zahlreiche Versuche ausgeführt[8]), und für die verschiedensten Pflanzen ist es bei genügender Sorgfalt gelungen, in wässriger Nährlösung normal gedeihende Exemplare zu erziehen.

Die Ausführung einer Wassercultur wird durch die Fig. 33 A u. B veranschaulicht. Auf das zur Aufnahme der Nährlösung bestimmte Glasgefäss *g* ist ein Deckel (*d*) aus lackirtem Zinkblech oder besser aus Porzellan gebracht, in dessen mittlere Durchbohrung die Pflanze mit Hülfe eines halbirten Korkes eingesetzt wird, den man vortheilhaft zur Vermeidung von Schimmel mit Paraffin tränkt. In den meisten Fällen werden 1—5 Liter fassende Gläser ausreichen, doch hat Nobbe auch solche von 28 Liter Rauminhalt benutzt. Eine Verdunklung der Wurzeln wird durch Einsetzen der Culturgläser in geeignete Zinkblechcylinder oder auf andere Weise hergestellt. In diese Gläser setzt man die zuvor zwischen schwedischem Papier oder auf einem auf Wasser schwimmenden Drahtnetz zum Keimen gebrachten Pflanzen mit der Wurzel ein, nachdem diese einige Centimeter Länge erreicht hat; zu weit in einem festen Substrate entwickelte Wurzeln zu nehmen, empfiehlt sich wegen des nicht seltenen Zugrundegehens derselben nicht (vgl. § 14).

Eine brauchbare Nährlösung erhält man z. B.[9]), indem man in Gewichtstheilen auflöst 4 Kalknitrat, 1 Kalinitrat, 1 krystallisirtes Magnesiasulfat, 1 Monokaliumphosphat[10]). Nachdem diese klare Lösung bis zur gewünschten Concentration verdünnt ist, fügt man 3 bis

1) Zuerst 1837 u. 1838. Vgl. Referat in Boussingault, Agronomie etc. 1860, Bd. I, p. 3.

2) Ueber Zubereitung eines solchen Cultursubstrates vgl. u. a. Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 81.

3) Philosophical Transactions 1699, Bd. 21, p. 208.

4) Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 160.

5) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1858, Bd. 26, p. 331.

6) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 22 u. 224. 7) Ebenda 1861, Bd. 3, p. 295.

8) z. B. Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 314; ferner zahlreiche Arbeiten von Nobbe, Wolf u. A., die im Jahresb. f. Agrikulturchem. (1861 ff.) verzeichnet sind.

9) Knop, Kreislauf des Stoffes 1868, p. 605.

10) Vortheilhaft stellt man sich eine Lösung her, welche 1 Th. des Salzgemisches in 50 Th. Wasser enthält, und gewinnt dann die Culturflüssigkeiten durch entsprechende Verdünnung jener.

6 Tropfen käufliche Eisenchloridlösung hinzu und thut gut, während der Cultur von Zeit zu Zeit, etwa durch einen eingeblasenen Luftstrom, den entstehenden Niederschlag aufzurühren. Man erhält übrigens mit anders zusammengesetzten Lösungen gleichfalls gute Resultate und kann die obige oder eine andere Mischung auch verwenden, um einzelne Aschenbestandtheile auszuschliessen, indem man z. B. an Stelle des Magnesiasulfats eine äquivalente Menge Kalisulfat setzt oder für Kalinitrat Natronsalpeter substituirt[1]). Da bei zu verdünnter Lösung die Pflanze die nöthigen Aschenbestandtheile schwieriger aufzunehmen vermag, eine zu hohe Concentration aber das Fortkommen hindert, so gibt es eine übrigens nach Natur der Pflanze und der Salzmischung verschiedene optimale Concentration. Nobbe[2]) fand u. a., dass in einer bestimmten Nährlösung mit einem Salzgehalt von $^1/_{10}$ pr. mille Buchweizen nur kümmerlich fortkam, mit $^1/_2$ pr. mille indess gut gedieh, und bei 5 pr. mille das grösste Erntegewicht erreicht wurde, während dieses bei Gerste in einer Lösung mit 3 pr. mille eintrat. Im Allgemeinen wird es sich empfehlen, eine Lösung mit einem Salzgehalt von 1—2 pr. mille zu verwenden und, mit Rucksicht auf die mit der Cultur sich ändernde Zusammensetzung der Lösung, eine nicht zu geringe Menge dieser zu bieten, resp. nöthigenfalls eine Erneuerung der Lösung vorzunehmen. Auch kann es vortheilhaft sein, der jungen Keimpflanze und späterhin der zur Samenbildung sich anschickenden Pflanze eine verdünntere Lösung oder auch nur Wasser zu bieten. Alkalische Reaktion der Nährlösung, welche zum Absterben der Wurzeln und zur Ausscheidung von Schwefeleisen führt[3]), muss durch Ansäuern reparirt, resp. durch Zugabe von Chlormetallen vermieden werden.



Fig. 33. Buchweizen in Wassercultur erzogen. *A* entwickelte sich in einer guten Nährlösung, während die Pflanze bei *B* sehr klein blieb, weil Kalium fehlte. (Nach Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13.)

Um für Pilze geeignete Lösungen herzustellen, müssen natürlich neben den anorganischen Salzen auch organische Nährstoffe vorhanden sein. Nach dem in § 46—49 Mitgetheilten sind übrigens sehr verschiedene organische Stoffe geeignet, den meisten Pilzen als Nahrung zu dienen. Ein guter Nährstoff ist durchgehends Zucker, und wenn man von dem oben Mitgetheilten Salzmischung $^1/_2$—3 pr. mille nimmt, dazu 3—8 gr Zucker in 100 ccm der Flüssigkeit löst, erhält man eine für Cultur der meisten Schimmelpilze geeignete Nährlösung. Oefters empfiehlt es sich, zu 100 ccm dieser Nährlösung etwa 0,1—0,6 gr weinsaures Ammoniak zu setzen.

Die von Pasteur[4]) in gewissen Fällen angewandte Nährflüssigkeit bestand aus 100 ccm Wasser, 10 gr Rohzucker, 0,1 gr weinsaures Ammoniak und der Asche von 1 gr Hefe (un-

---

1) Vgl. z. B. Knop l. c., u. Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 331.

2) Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 40 u. 343. — In Sand vertragen die Pflanzen höhere Concentrationen. Vgl. Hellriegel, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 115.

3) Stohmann, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 313.

4) Annal. d. chim. et d. phys. 1860, III. sér., Bd. 58, p. 383. Vgl. Pasteur, ebend. 1862, Bd. 64, p. 106.

gefähr = 0,07 gr Asche). Als eine gute Nährflüssigkeit für die meisten ohne Gährung verlaufenden Culturversuche empfiehlt Nägeli[1]) folgende: 100 ccm Wasser, 3 gr Zucker, 1 gr Ammoniaktartarat, 0,4 gr mit Phosphorsäure neutralisirte Asche von Erbsen oder Weizenkörnern. Weniger vortheilhaft scheint Cigarrenasche zu sein, dagegen gibt Hefenasche gute Resultate, doch kann von dieser etwas weniger genommen werden. Als Culturflüssigkeit, namentlich auch für Spaltpilze, hat Nägeli (l. c. p. 354) ferner u. a. mit gutem Erfolge angewandt: 100 ccm Wasser, Dikaliumphosphat 0,1035 gr, Magnesiasulfat 0,016 gr, Kaliumsulfat 0,013 gr, Chlorcalcium 0,0055 gr. Als weitere zuckerfreie, aber eiweisshaltige Nährflüssigkeit für Spaltpilze benutzte u. a. Nägeli (l. c. p. 357) 100 ccm Wasser, 1 gr Eiweisspepton (oder lösliches Eiweiss), 0,2 gr Dikaliumphosphat, 0,04 gr Magnesiasulfat, 0,02 gr Chlorcalcium. Weiteres über den verschiedenen Werth solcher Nährlösungen ist bei Nägeli (l.c.) nachzusehen. Bei der Ausfuhrung der Versuche ist zu beachten, dass für Schimmel- und Sprosspilze eine neutrale oder besser schwach saure Reaktion vortheilhaft ist, während Spaltpilzen besser neutrale oder schwach alkalische Lösung geboten wird. Da die Reaktion mit der Cultur sich ändern kann, muss eventuell durch erneute Lösung, resp. durch Neutralisiren von Säure oder Alkali eine vortheilhafte Beschaffenheit der Culturflüssigkeit unterhalten werden. Die Culturen wird man je nach dem Zwecke in Krystallisirschalen, Glaskolbchen u. s. w. vornehmen. Kocht man die etwas saure Flüssigkeit gehörig aus, so ist eine Reinkultur eines Schimmelpilzes gewohnlich nicht schwer zu erzielen, wenn unter den gehorigen Vorsichtsmaassregeln ein Minimum von Sporen ausgesäet und der fernere Zutritt anderer Pilzkeime durch einen Watteverschluss verhindert wird.

Die Pilze vermögen zum Theil in noch sehr substanzreichen Losungen fortzukommen. So wuchs nach Raulin[2]) Aspergillus noch an der Oberfläche einer Losung, welche in 2750 Th. Wasser enthielt 7400 Th. Zucker, 5,7 Th. anorganische Stoffe und 3,5 Th. Weinsäure. Auch ist bekannt, dass Hefe in 22 Proc. Zucker enthaltender Lösung merkliche Gährung erregt[3]).

Die Funktion der unentbehrlichen Aschenbestandtheile.

§ 51. Für jeden in die Pflanze aufgenommenen Elementarstoff die Bedeutung zu ermitteln, welche ihm in den im Organismus sich abspielenden Vorgängen zufällt, muss der Physiologie als endliches Ziel vorschweben und zwar ebensowohl hinsichtlich eines jeden in der Asche bleibenden Elementarstoffes, wie hinsichtlich des Kohlenstoffs, Wasserstoffs, Sauerstoffs und Stickstoffs. Zum guten Theil unter dem Einfluss der älteren dualistischen, elektrochemischen Theorie sind die durch Verbrennung separirbaren Aschenbestandtheile öfters in einen nicht gerechtfertigten Gegensatz zu den organischen Bestandtheilen der Pflanze gestellt worden, während doch die Atome jener Elemente in den organischen Verbindungen, in analogem Sinne wie die Atome des Kohlenstoffs und Wasserstoffs, verkettet sein können und bei Stoffmetamorphosen mit ihren Affinitäten ebenso gut wie die Atome und Atomgruppen anderer Elemente in spezifischer Weise eingreifen. In den Stoffwechselprozessen werden auch Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aus dem bisherigen Verbande gerissen und nicht selten in Atomverkettungen übergeführt, die, wie Wasser und Kohlensäure, nicht mehr organische Verbindungen sind, und die zugleich uns lehren, dass auch diese Elemente, ebenso gut wie die Aschenbestandtheile, nicht nur als organische Verbindungen in der Pflanze angetroffen werden, in solche indess wieder rückverwandelt werden können.

---

1) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 350.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 277.
3) A. Mayer, Lehrb. d. Gährungschem. 1876, II. Aufl., p. 131.

So wenig wie Kohlenstoff sind Kalium oder andere Elemente als solche in der Pflanze, für die vorhandenen Verbindungen aber ergeben sich, mit Rücksicht auf die Bedeutung im Stoffwechsel des Organismus, dieselben allgemeinen Fragen. So sind z. B. die Kohlenstoffverbindungen nicht allein direkt zum Aufbau des Organismus bestimmt, und wenn eine geringe Menge organischer Fermente weitgehende Stoffmetamorphosen vermittelt, so fällt denselben in principieller Hinsicht die gleiche Rolle zu, wie der Verbindung eines Aschenbestandtheiles, wenn diese den Anstoss zu analogen Umsetzungen geben sollte. Wollte man in solchem Falle den betreffenden Körper wegen der auslösenden Wirkung als Reizmittel bezeichnen, so ist dagegen nichts einzuwenden, nur würde es unrichtig sein, die einzige Bedeutung der Aschenbestandtheile, wie das in früherer Zeit öfters geschah, in Reizwirkungen zu suchen. Thatsächlich nehmen Verbindungen von Aschenbestandtheilen am Aufbau des Protoplasmas und der Zellhaut direkten Antheil und finden sich, wie auch Kohlenstoffverbindungen, gelöst und ungelöst als Inhaltsstoffe innerhalb der Zelle, welche unter Umständen Stoffmetamorphosen erfahren und in andere Zellen translocirt werden. Auch die Frage, ob der Kohlenstoff durch ein anderes Element substituirt werden kann, darf mit gleichem Rechte, wie hinsichtlich des Phosphors oder eines anderen Elements, gestellt werden, denn in beiden Fällen können wir die Nothwendigkeit nur auf Grund bisheriger empirischer Erfahrung behaupten, und der Chemie sind Verbindungen bekannt, in welchen Silicium an Stelle des Kohlenstoffs getreten ist. Ebenso dürften, wie die Verbindungen des Kohlenstoffes, auch die Verbindungen eines der Aschenbestandtheile in verschiedenen Funktionen betheiligt sein, welche wieder mit Entwicklungsphasen oder äusseren Eingriffen veränderlich sein oder neu hinzukommen könnten.

Bis jetzt haben wir nur beschränkte Erfahrungen über die Verbindungen, in welchen Aschenbestandtheile in der Pflanze sich finden, noch weniger über die Umlagerungen, welche sie erfahren, und über die Rolle, welche sie im Stoffwechsel der Pflanze spielen. Die durch Entziehung von Aschenbestandtheilen sichtbar werdenden Erfolge sind sicher öfters nur pathologische, durch unzureichende Ernährungsbedingungen herbeigeführte Erscheinungen, die in keiner direkten Beziehung zu den Funktionen des fraglichen Elementarstoffes stehen, vielleicht aber durch das Zusammengreifen verschiedener anderer Umstände herbeigeführt werden.

Für Eisen ist die Unentbehrlichkeit zur Bildung der Chlorophyllkörper bekannt. Ein Theil des Phosphors steht jedenfalls in Beziehung zu den Proteinstoffen, welche nach Ritthausen[1], theilweise Phosphorsäureverbindungen sind, und da die Proteinkrystalloide nach Schmiedeberg[2], wahrscheinlich Magnesiavitellinate sind, dürfte ein Theil dieser alkalischen Erde gleichfalls mit Proteinstoffen verkettet sein, mit welchen auch Kalium und Calcium in gewisser Menge zusammenzuhängen scheinen. Calcium trifft man ziemlich reichlich in der Zellhaut, bei deren Bildung es vielleicht eine Rolle spielt. Ausserdem sind Alkalien und alkalische Erden, an organische und anorganische Säuren gebunden, im Zellsaft und in der die organisirten Körper imbibirenden Flüssigkeit vorhanden

1) Die Eiweisskörper d. Getreidearten u. s. w. 1872.
2) Schmiedeberg, Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

und zwar zumeist gelöst, da eigentlich nur Calciumoxalat in Krystallen ausgeschieden, dieses freilich häufig in Pflanzen gefunden wird. Von der Existenz gelöster Salze kann der ausgepresste Saft wenigstens eine gewisse, allerdings wegen der Mischung zuvor getrennter Massen nicht ganz entscheidende Kenntniss geben, und so weit sich hiernach und nach anderen Erfahrungen urtheilen lässt, ist von Alkalien, Magnesium und Phosphorsäure wohl ein sehr ansehnlicher Theil, doch nicht die Gesammtmenge gelöst in der Pflanze enthalten, von Calcium aber eine verhältnissmässig grosse Menge unlöslich ausgeschieden. Voraussichtlich finden sich neben Salzen organischer Säuren auch Sulfate und Mono- und Diphosphate im Zellsaft gelöst[1].

Eisen. Die Nothwendigkeit dieses Elementes für die Chlorophyllbildung wurde von Eusebe Gris[2] entdeckt und ferner von Salm Horstmar[3], Arthur Gris[4], Sachs[5], Stohmann[6] u. A. bestätigt. A. Gris bemerkte auch, dass mit Entziehung des Eisens die Sonderung der Grundmassen der Chlorophyllkörper aus dem Protoplasma unterbleibt. Erzieht man in eisenfreier Lösung aus möglichst eisenarmen Samen eine Maispflanze, so ergrünt das übrigens normal gestaltete dritte Blatt kaum noch etwas, das vierte Blatt gar nicht mehr. Bei Zusatz von einigen Tropfen Eisenchlorid zur Lösung habe ich schon nach 48 Stunden deutlichen Beginn des Ergrünens gesehen, welches man übrigens auch, wie das schon Gris that, durch vorsichtiges Bestreichen der chlorotischen Blätter mit ganz dünner Eisenlösung hervorrufen kann. Das Ergrünen kann durch Zusatz verschiedener Eisensalze, nach Knop[7] auch durch Ferrocyankalium hervorgerufen werden, dagegen haben die Salze von Mangan[8], Nickel[9], Thonerde[10] keine Wirkung. Natürlich kann Eisen eine aus anderen Gründen unterbleibende Chlorophyllbildung nicht heben und das panachirte Bandgras behält seine chlorophyllfreien Blattpartien bei reichlicher Eisenzufuhr. Unbekannt ist es auch noch, warum zuweilen die im Herbst hervorkommenden Wedel von Aspidium-Arten in unseren Wäldern längere Zeit kein Chlorophyll bilden.

Das Eisen scheint im Chlorophyllkorn in organischer Verbindung vorhanden zu sein (§ 45), ausserdem kommt es aber auch in mit Ferrocyankalium und Rhodankalium direkt nachweisbarer Form zuweilen in Zellwandungen vor[11], und einzelne Algen lagern in die Zellwand oder als incrustirende Masse gelegentlich Eisenoxyd reichlich ab[12]. In sehr grosser Menge findet sich Eisen in den Früchten von Trapa natans, in Lemna trisculca und manchen anderen Gewächsen, auch zuweilen nicht spärlich in Pilzen und chlorophyllfreien Pflanzentheilen (vgl. Wolff, Aschenanalysen). Ob Eisen in diesen Fällen entbehrlich, und ob es ausser bei der Chlorophyllbildung noch in anderen Funktionen der Pflanze betheiligt ist, muss dahin gestellt bleiben. Für die Bildung blauer Blüthen der Hortensia scheinen Eisensalze wenigstens nicht direkt in Betracht zu kommen[13]. Die Pilze scheinen nach A. Mayer[14]

---

1) Vgl. auch Nägeli, l. c. p. 346.

2) De l'action d. compos. ferrugineux sur la végétation 1843 u. 1844. Mittheilg. darüber in Compt. rendus 1844—1847.

3) Versuche über die Ernährung d. Pflanzen 1856, p. 8 u. 17.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1857, IV sér., Bd. 7, p. 201.

5) Flora 1862, p. 183. 6) Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 350.

7) Bericht d. sächs. Ges. d. Wiss. z. Leipzig 1869, Bd. 23, p. 8. Ebenso Wagner, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 74.

8) Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 144. Ebenso Birner u. Lucanus, Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 140, u. Wagner, ibid. 1871, Bd. 13, p. 72.

9) Risse in Sachs, Experimentalphys. p. 145.

10) Knop, Kreislauf d. Stoffes 1868, p. 614.

11) Weis u. Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1860, Bd. 40, p. 276.

12) Cohn, Beiträge zur Biologie 1870, Bd. I, p. 119; Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Gesellschaft 6. Mai 1878.

13) Vgl. Hoffmann, Bot. Ztg. 1875, p. 622; Untersuchung über die Variation 1877, p. 20.

14) Gährungschem. 1876, II. Aufl., p. 125.

Nägeli (l. c.), Cugini[1], A. Schulz[2] Eisen nicht zu bedürfen, und hiernach dürfte der gegentheilige Befund Raulin's[3] wohl nicht zutreffend sein. Mit Rücksicht auf die Pilze muss es dann aber wenigstens wahrscheinlich dünken, dass das Eisen nur für die mit der Bildung der Chlorophyllkörper zusammenhängenden Vorgänge in der Pflanze nöthig ist.

Die Alkalien. Nach übereinstimmenden Erfahrungen kommen Pflanzen ohne Kalium kaum weiter als in reinem Wasser. Bei Phanerogamen kann nach Erfahrungen von Birner und Lucanus[4], Nobbe[5], Loew[6] Kalium durch Rubidium, Caesium, Lithium, Natrium und Ammonium nicht ersetzt werden, während nach Nägeli (l. c.) Pilze mit den beiden erstgenannten Metallen so gut wie mit Kalium fortkommen. Diese beiden Metalle dürften deshalb wohl auch kaum direkt schädliche Wirkungen ausüben, wie Birner und Lucanus annahmen, wie indess in Loew's Versuchen mit Rubidium nicht bestimmt hervortritt. So mögen wohl auch die von Nobbe bemerkten nachtheiligen Wirkungen der Lithionsalze nur indirekte Erfolge einer unzureichenden Ernährung sein, Erfolge, welche freilich von der Qualität des Alkalis mit abhängen können.

Das Natrium hat sich nicht nur für die gewöhnlichen Landpflanzen, sondern auch für Salzpflanzen entbehrlich erwiesen, in welchen dasselbe normalerweise, wie übrigens auch in manchen Binnenpflanzen, reichlich und nicht selten in grösserer Menge als Kalium vorkommt. So erzogen Cadet de Gassincourt[7] Salsola Kali, Wiegmann und Polstorff[8] Salsola und Glaux, Weigelt[9] Psamma arenaria ohne Natron. Besonders in den Experimenten des letztgenannten Forschers war der Natrongehalt in der Pflanze jedenfalls auf ein Minimum reducirt, obgleich bei der Verbreitung dieses Körpers ein gänzlicher Ausschluss desselben weder in diesen, noch in anderen Culturversuchen mit Buchweizen, Roggen, Hafer[10] herbeigeführt wurde und bei Anwendung von Glasgefässen auch nicht gelingen wird. Die schon erwähnte partielle Vertretung des Kaliums durch Natrium hat gezeigt, dass Natrium, wo es geboten, reichlich in Pflanzen aufgenommen werden kann[11].

Offenbar greift das Kalium, oder bei Pilzen an dessen Stelle Rubidium oder Caesium, in gewisse fundamentale Funktionen ein, doch lassen sich diese bis dahin nicht näher bestimmen und auch aus dem Vorkommen des Kaliums in der Pflanze nicht genügend sicher entnehmen. Allgemein wird dasselbe reichlich mit der Wanderung plastischer Stoffe in der Pflanze translocirt und sammelt sich in relativ ansehnlicher Menge in jugendlichen, noch wachsenden Organen[12], sowie in Samen und überhaupt da an, wo Reservestoffe aufgespeichert werden. Ausserdem sind öfters Salze des Kaliums in reichlicher Menge in der Pflanze anzutreffen, wie z. B. in Oxalis Kaliumbioxalat. Aus Nobbe's[13] Versuchen, die mit Ausschluss des Kaliums und mit Darbietung verschiedener Salze dieses in wässriger Nährlösung angestellt wurden, sind die spezifischen Funktionen dieses Metalles in der Pflanze nicht zu entnehmen. Denn wenn bei Ueberwiegen von Schwefelsäure und Phosphorsäure Buchweizen nur kümmerlich wuchs, indess gut gedieh, sobald eine grössere Menge der Basen als Nitrate oder Chloride sich in Lösung befanden, und wenn ausserdem im ersteren Falle Stärke in den Chlorophyllkörnern sich übermässig anhäufte[14], so haben wir hierin gewiss nur pathologische Erfolge einer unzureichenden Ernährung zu sehen, welche durch die Darbietung schwieriger verarbeitbarer Salze herbeigeführt wurden. Die Trockensub-

---

1) Bot. Jahresb. 1876, p. 114. 2) Ebenda 1877, p. 84.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1869, V sér., Bd. 11, p. 224.

4) Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 146. 5) Ebenda 1871, Bd. 13, p. 399.

6) Ebenda 1878, Bd. 21, p. 389.

7) Journal de pharmacie 1818, p. 381.

8) Ueber die anorgan. Bestandtheile d. Pflanzen 1842, p. 42. — Vgl. auch Hoffmann, Bot. Ztg. 1877, p. 294.

9) Berichte über d. Verhandlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869, Bd. 21, p. 19.

10) Vgl. Nobbe, Versuchsstat. 1863, Bd. 5, p. 133 u. 1870, Bd. 13, p. 384. Birner u. Lucanus, ebenda 1866, Bd. 8, p. 165; G. Wolff, ebenda 1868, Bd. 10, p. 371.

11) Ausser Wolff, Aschenanalysen, vgl. z. B. Deherain, Annal. d. scienc. naturell. 1877, VI sér., Bd. 6, p. 340.

12) Schon bemerkt von Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 285.

13) Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 321.

14) Brasch u. Rabe (Bot. Jahresb. 1876, p. 889) konnten übrigens solches nicht bemerken.

stanz der mit Sulfaten oder Phosphaten schlecht gedeihenden Buchweizenpflanzen enthielt übrigens ebensoviel Kalium, als die üppig erwachsener Pflanzen, so dass also eine ungenügende Aufnahme dieses Metalles die Ursache des kümmerlichen Fortkommens nicht sein konnte. Uebrigens kommt die Anhäufung von Stärke häufiger bei abnormen Culturbedingungen vor, wurde u. a. auch von Knop und Dworzak[1] in Bohnenpflanzen bemerkt, welche in einer Nährlösung cultivirt wurden, in der Mais vortrefflich gedieh, unterblieb dagegen in Versuchen Nobbe's bei Sommerroggen, wenn dieser mit überwiegenden Sulfaten ernährt wurde. Diese Pflanze entwickelte wenigstens vegetative Organe üppig in solcher Nährlösung, in welcher Buchweizen nur kümmerlich fortkam. Aus diesen Erfahrungen können jedenfalls bestimmte Argumente weder für noch gegen eine direkte Betheiligung des Kaliums bei der Translocation der Kohlehydrate entnommen werden, und auch Liebig[2], welcher, wie Nobbe, dieser Annahme huldigt, hat kein irgendwie entscheidendes Beweismaterial beigebracht (vgl. § 64).

Chlor. Nach den bisherigen Erfahrungen ist dieses Element für Pflanzen nicht nothwendig, selbst in Salzpflanzen kann dasselbe, wie das Natrium, vollkommen ausgeschlossen werden (vgl. die bei Natrium citirte Literatur), und Knop und Dworzak (l. c. p. 61) sahen Mais sogar in chlorfreier Nährlösung am besten gedeihen. Wenn dagegen in Versuchen anderer Forscher[3] Buchweizen, Gerste und Hafer in chlorfreien Lösungen schlechter fortkamen und es zum Theil nicht bis zur Fruchtbildung brachten, so müssen diese Erfolge wohl dadurch erzielt sein, dass, wenigstens bei gewisser Zusammensetzung der Nährlösung, manche Basen in Form von Chloriden besser zur Verarbeitung in der Pflanze geeignet sind. Es geht dieses ja auch aus dem bei Kalium Gesagten hervor, und ausserdem ist zu beachten, dass, wie früher mitgetheilt wurde, das Vorhandensein von Chloriden die Entstehung alkalischer Reaktion in einer Nährlösung verhindern kann.

Ob Bromkalium, welches nach Dirck's[4] bei gehöriger Verdünnung keine schädlichen Wirkungen hat, in ähnlicher Weise wie Chlor begünstigend wirken kann, ist noch nicht untersucht. Jodkalium hingegen hat nach dem oben genannten Forscher, voraussichtlich durch Freiwerden von Jod, leicht einen schädlichen Einfluss. Das Unfruchtbarwerden eines mit Kochsalz zu sehr bereicherten Bodens, wie ihn auch gewisse Salzsteppen bieten[5], ist offenbar die Folge einer zu ansehnlichen Anhäufung löslicher Salze, nicht einer direkt schädlichen Wirkung des Chlornatriums.

Die alkalischen Erden. Dass Calcium und Magnesium für Phanerogamen unentbehrlich sind und sich nicht gegenseitig vertreten können, wurde von Salm Horstmar (l. c.) festgestellt, von Stohmann (1862) und Anderen bestätigt, ebenso kann, wie Knop[6] fand, Calcium nicht durch Baryum ersetzt werden. Wie aber bei Pilzen die alkalischen Erden sich vertreten können, ist, wie oben mitgetheilt wurde, in jüngster Zeit von Nägeli nachgewiesen, und hiermit sind erst die Beobachtungen von A. Mayer[7] und Raulin[8] in das rechte Licht gesetzt, nach welchen Calcium für Sprosspilze, resp. Aspergillus, sich als ein nicht nöthiger Nährstoff ergab. In der Pflanze scheint Magnesium im Allgemeinen ähnlich wie Kalium vorzukommen und verbreitet zu sein, während Calcium häufig ungelöst als Calciumoxalat, sowie wohl in jeder Zellhaut gefunden wird. In dieser ist das Calcium öfters als Calciumcarbonat nachzuweisen, doch dürfte letzteres häufig aus anderen, schon zuvor unlöslich eingelagerten Calciumverbindungen seinen Ursprung nehmen, wie es in den späterhin sehr reichlich kohlensaures Calcium enthaltenden Cystolithen von Ficus nachweislich der Fall ist[9]. Vielleicht handelt es sich hier um eine Verbindung von Calcium mit Cellulose oder

---

1) Berichte über d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, Bd. I, p. 53.
2) Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur etc. 1876, IX. Aufl., p. 97.
3) Nobbe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 371, u. 1870, Bd. 13, p. 394; Beyer, ebenda 1869, Bd. 11, p. 262. Andere Lit. ist in dieser Abhandlg. citirt.
4) Bericht d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869, Bd. 21, p. 20.
5) Vgl. Pallas cit. bei Treviranus, Physiologie Bd. II, p. 721.
6) Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 143.
7) Unters. über d. alkohol. Gährung 1869, p. 44.
8) Annal. d. scienc. natur. 1869, V sér., Bd. 11, p. 224.
9) Melnikoff, Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877, p. 32 (vgl. auch § 13).

anderen Kohlehydraten[1], und es liegt der Gedanke nahe, dass dieser Elementarstoff bei der Bildung der Zellhaut irgend eine Rolle spiele.

Im Allgemeinen ist das Calcium in der Pflanze weniger beweglich als Magnesium und bleibt deshalb gewöhnlich in relativ ansehnlicher Menge in absterbenden Organen zurück, auch wenn diese andere Stoffe zuvor zum guten Theil entleeren (§ 64). Mit der Fixirung des in den Stoffwechsel eingetretenen Calciums hängt es wohl auch zusammen, dass bei Cultur in reinem Wasser das Wachsthum von Keimpflanzen schon gehemmt wird, wenn von anderen Elementarstoffen noch disponibles Material da ist, und dass der einfache Zusatz von etwas Kalksalz eine merklich weitergehende Entwicklung zur Folge hat. Es wurde dieses u. a. von Stohmann[2] beobachtet, ebenso an im Dunklen cultivirten Feuerbohnen von Böhm[3], dessen Versuchsanstellungen indess nicht von genügend kritischer Fragestellung geleitet sind, um zu weiteren Schlussfolgerungen nutzbar gemacht werden zu können. Die Beobachtung, dass bei Kalkmangel erwachsende Blätter der Gerste weniger tragfähig sind und leicht einknicken[4], kann auch nicht ohne Weiteres die Bedeutung des Calciums für Zellhautbildung präcisiren.

Phosphor. Als einzige, zur Ernährung geeignete anorganische Phosphorverbindung ist bis dahin Phosphorsäure bekannt. Bei Darbietung von phosphorigsaurem oder unterphosphorigsaurem Calcium erhielt Ville[5] nur sehr geringe Ernten in Versuchen, auf welche ihrer offenbar mangelhaften Ausführung halber kaum Werth zu legen ist. Schleiden's[6] Annahme, die Pflanzen könnten auch Phosphorwasserstoff sich nutzbar machen, ist durch keine experimentelle Erfahrung gestützt.

Auf den Zusammenhang der Phosphorsäure mit Eiweissstoffen ist schon hingewiesen. Ausserdem dürften sich noch andere gepaarte Phosphorsäuren in der Pflanze finden. Eine solche ist offenbar in den innerhalb der Proteinkörner vorkommenden Globoiden[7] vorhanden, auch erhielt Scheibler[8] aus Rüben einen beim Zerspalten Glycerinphosphorsäure liefernden, dem Protagon ähnlichen Körper. Vielleicht ist durch einen solchen, oder einen anderen, dem Lecithin verwandten Stoff auch der oft nicht unerhebliche Phosphorsäuregehalt der aus Pflanzen gewonnenen Oele[9] bedingt (vgl. § 64).

Schwefel. In § 50 ist mitgetheilt, dass allgemein Schwefelsäure, von Pilzen aber auch die Salze niederer Oxydationsstufen des Schwefels nutzbar verarbeitet werden, während in Versuchen von Birner und Lucanus[10] die schwefligsauren Salze sich als ein für Hafer ungeeigneter Nährstoff erwiesen. Für Pilze sind dagegen nach Nägeli[11] Sulfoharnstoff und Rhodanammonium ungeeignete Nährstoffe, voraussichtlich werden aber verschiedene Sulfosäuren Pflanzen mit dem nöthigen Schwefel versorgen können. Die Pilze bedürfen im Allgemeinen nur sehr wenig Schwefel, so dass dessen Ausschluss schwierig ist, indem leicht die Reagentien etwas von diesem Elemente enthalten oder vielleicht auch ein wenig Schwefelwasserstoff aus der Luft zugeführt wird[12]. Ob der Schwefel, ausser zur Bildung der Proteinstoffe, welche übrigens nur wenig von diesem Elemente enthalten, noch zu anderen Funktionen in der Pflanze nöthig ist, wurde noch nicht ermittelt. Die Spaltpilze haben vielfach die Eigenschaft, Schwefelwasserstoff unter Gährungsprodukten zu bilden.

---

1) Ueber solche Verbindungen vgl. Sachsse, Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 140; Weiske, Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 155.

2) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1862, Bd. 121, p. 319.

3) Ueber d. veget. Nährwerth d. Kalksalze. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1875, Bd. 71, Abth. 1.

4) Nobbe, Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 323.

5) Compt. rend. 1861, Bd. 53, p. 822.

6) Grundzüge d. wiss. Botanik 1845, II. Aufl., Bd. 2, p. 469.

7) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 465.

8) Bot. Jahresb. 1874, p. 805.

9) Vgl. Knop, Versuchsstat. 1859, Bd. 1, p. 26; Töpler, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1861—62, p. 57; Sachsse, Chem. Vorgänge bei Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 27.

10) Versuchsstat. 1866, Bd. 8, p. 152. — Freie schweflige Säure hat natürlich auf Organismen einen schädlichen Einfluss, vgl. z. B. Schröder, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 447.

11) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 364 Anmerkg.

12) Vgl. Nägeli l. c. p. 366. — Auch A. Mayer, Gährungschemie 1876, p. 129.

und die den Spaltpilzen sich anschliessenden Beggiatoa-Arten scheiden sogar Körnchen von Schwefel in ihrem Körper ab, wenn ihnen nur Sulfate als Nahrung zur Verfügung stehen (vgl. § 71).

Die entbehrlichen Aschenbestandtheile.

§ 52. Für sehr viele entbehrliche Elementarstoffe ist bereits das Vorkommen in der Pflanze nachgewiesen worden, und nach den bisherigen Erfahrungen dürfte es gelingen, ein jedes Element in die Pflanze einzuführen, wenn es in geeigneter löslicher Verbindung dargeboten wird. Wenn aber von den einen Körpern nur sehr geringe Mengen in die Pflanze aufgenommen werden, während andere Stoffe, selbst wenn sie in sehr verdünnten Lösungen geboten sind, sich in erheblichen Quantitäten ansammeln, so ist dieses Folge davon, dass wohl gewisse, aber nicht alle entbehrliche Stoffe in der Pflanze ausgiebig in unlösliche oder nicht diosmirende Verbindungen übergeführt werden (vgl. § 12). In grösserer Menge sammelt sich namentlich Silicium an, welches vielleicht keiner unter normalen Bedingungen erwachsenen Pflanze ganz fehlt und in manchen Pflanzen in verhältnissmässig sehr grossen Quantitäten angehäuft ist. Auch Aluminium, Mangan und Zink sind in gewissen Pflanzen in erheblicher Menge gefunden, und eine verhältnissmässig ansehnliche Anhäufung ist auch nöthig, damit aus dem nur Spuren von Jod und Brom führenden Meerwasser die in diesem wachsenden Pflanzen, wenn auch geringe, so doch bemerkliche Quantitäten der genannten Elemente gewinnen.

Aus der Ansammlung folgt, dass die Verbindungen, in welchen die entbehrlichen Aschenbestandtheile in die Pflanze eintreten, irgend welche Veränderungen erfahren, und in dieser Hinsicht offenbar spezifische Differenzen bestehen, da in demselben Medium die einen Pflanzen z. B. viel, die anderen nur wenig Kieselsäure aufnehmen. In jedem Falle ist es Aufgabe der Physiologie, die Ursache der Ansammlung unnöthiger Aschenbestandtheile zu ermitteln und im Näheren festzustellen, ob diese Elementarstoffe selbst aktiv in dem organischen Stoffwechsel betheiligt sind oder sich diesem gegenüber nur passiv verhalten, die Bedingungen für Anhäufung aber durch Entziehung lösender oder mit den fraglichen Stoffen verbundener Körper herbeigeführt werden.

Ein Eingreifen und eine Verarbeitung im Stoffwechsel kann auch sehr wohl ein an sich nicht nöthiger Stoff, sofern er der Pflanze geboten ist, erfahren. Im Grunde genommen wird ja auch ein nicht nothwendiger Elementarstoff benutzt, wenn in Pilzen Baryum an Stelle des Calciums oder Rubidium an Stelle des Kaliums tritt und nun in unerlässlichen Funktionen thätig ist. Zur Zeit ist freilich in keinem Falle mit Sicherheit zu sagen, in welchen bestimmten Stoffwechselprozessen die an sich unnöthigen und nicht vicarirend eintretenden Elementarstoffe aktiv betheiligt sind. Auch bedarf es noch spezieller Prüfungen, ob und in wie weit aus der Aufnahme bestimmter entbehrlicher Aschenbestandtheile in concreten Fällen gewisse Vortheile für die Pflanze entspringen, und jedenfalls muss im Auge behalten werden, dass vielleicht ein im Allgemeinen unnöthiger Bestandtheil für das Bestehen bestimmter Pflanzen in der Natur doch wesentlich ist. Hinsichtlich gewisser Vortheile haben wir ja schon für Chlor Thatsachen berichtet und darauf aufmerksam gemacht, dass möglicherweise

verkieselte Epidermiswandungen dem Eindringen von Pilzen grösseren Widerstand entgegensetzen. Auf die Angabe Raulin's (l. c.), eine kleine Zugabe eines Zinksalzes begünstige im hohen Grade das Fortkommen von Aspergillus auf Nährlösung, und die Annahme Salm Horstmar's[1], Fluorkalium und ein Lithionsalz sei zur Fruchtbildung der Sommergerste nöthig, ist kein Gewicht zu legen, und hinsichtlich der Gerste haben, ohne die wissentliche Zugabe der fraglichen Salze, Culturversuche gute Resultate geliefert.

Silicium. Die Möglichkeit, Pflanzen in kieselsäurefreier Nährlösung zu erziehen, wurde zuerst von Sachs[2] dargethan, welcher eine Maispflanze erntete, in deren Asche die Kieselsäure bis auf 0,7 Proc. herabgedrückt war, während dieselbe sonst 18—23 Proc. der Asche ausmacht. Die Versuche von Knop[3], Rautenberg und Kühn[4], Birner und Lucanus[5] haben die Entbehrlichkeit der Kieselsäure auch für andere Getreidearten bestätigt. Für die so besonders kieselsäurereichen Schachtelhalme und Diatomeen ist freilich der Beweis für Entbehrlichkeit noch nicht geführt worden. In die Pflanze wird die Kieselsäure offenbar in Form löslicher Silicate oder als lösliches Kieselsäurehydrat eingeführt, und in dem ausgepressten, sauer reagirenden Saft von Equisetum hiemale konnte W. Lange[6] gelöste Kieselsäure nachweisen, welche darin, nach den Erwägungen dieses Forschers, als lösliches Kieselsäurehydrat vorhanden sein dürfte. Das meiste Silicium ist freilich unlöslich und insbesondere in die Zellwandungen eingelagert, seltener im Innern der Zellen als opalartige Masse vorhanden[7]. Namentlich sind die Aussenwandungen der Epidermiszellen und überhaupt oberflächliche Zellwandungen stark verkieselt, auch kommen nach Aussen oder Innen vorspringende verkieselte Zellhautprotuberanzen vor, und bekannt sind ja die zierlichen Zeichnungen der stark verkieselten Schalen der Diatomeen. Bei diesen und in vielen anderen Zellwandungen bleibt beim Verbrennen ein Kieselsäureskelet der Zellhäute, dessen Bildung in anderen Fällen durch das Zusammenschmelzen mit Alkalien oder alkalischen Erden verhindert wird und demgemäss nach Ausziehen dieser vermittelst Säuren zu Stande kommt.

In den Zellwandungen ist das Silicium gleichzeitig mit nur geringen oder auch mit grösseren Mengen Calcium eingelagert, und nach den von Höhnel[8] bei Cultur mit Lithospermum arvense in kieselsäurefreier Nährlösung erhaltenen Resultaten scheint in den normal siliciumreichen Zellwandungen der Fruchtschale mit sinkendem Kieselsäuregehalt der Kalkgehalt merklich zuzunehmen. Mit Calcium hat Silicium darin Aehnlichkeit, dass es in den Zellwandungen vorkommt, und gewöhnlich in jugendlichen Zellwandungen in verhältnissmässig geringerer Menge als in älteren Zellwandungen enthalten ist. Fraglich ist noch, ob das Silicium immer als Kieselsäure oder vielleicht als ein Silicat zwischen die Cellulosemicellen eingelagert ist oder auch in Form organischer Siliciumverbindungen sich findet, die ja in der Chemie thatsächlich bekannt sind. Es sind dieses ähnliche Fragen, wie sie hinsichtlich des Calciums auftauchten, und auch bei dem Silicium könnte eventuell mit der Zeit eine Zersetzung der organischen Verbindungen und damit eine Abscheidung von Kieselsäure herbeigeführt werden. Die Untersuchungen Ladenburg's[9] und Lange's (l. c.) vermochten über die Art des Vorkommens des Siliciums in Zellwandungen keine bestimmte Entscheidung zu geben.

Wenn auch immerhin die Eigenschaften der Zellhäute durch Einlagerung von Silicium beeinflusst werden, so gewinnen sie doch hierdurch wenigstens keine auffallend verstärkte

---

1) Journal f. prakt. Chem. 1861, Bd. 84, p. 140.

2) Flora 1862, p. 52, u. Wochenblatt d. Annalen d. Landwirthschaft 1862, p. 184.

3) Versuchsstat. 1862, Bd. 3, p. 176. 4) Ebenda 1864, Bd. 6, p. 359.

5) Ebenda 1866, Bd. 8, p. 141.

6) Bericht d. chem. Gesellschaft 1878, Bd. 11, p. 823.

7) Näheres de Bary, Anatomie 1877, p. 108; Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, p. 248; Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 209. — Ferner Rosanoff, Bot. Ztg. 1871, p. 749; Pfitzer, Flora 1877, p. 245.

8) In Haberlandt's wissenschaftl.-prakt. Untersuch. 1877, Bd. 2, p. 173.

9) Berichte d. chem. Gesellschaft 1872, Bd. 5, p. 568.

Tragfähigkeit. Es ist deshalb auch nicht das Lagern des Getreides vom Kieselsäuregehalt abhängig, wie Sachs, entgegen der früher herrschenden Meinung, darthat, indem er die in kieselsäurefreier Nährlösung erwachsenen Pflanzen genügend tragfähig für aufrechten Wuchs fand. Das Lagern wird vielmehr bei zu dichtem Stande durch Beschattung der basalen Halmtheile herbeigeführt, indem diese ein partielles Etiolement erfahren und hiermit in geringerem Grade tragfähig werden. Anderweitige Untersuchungen, insbesondere die von L. Koch[1] haben noch näher die Beweise für diese Deutung beigebracht, auch hat J. Pierre[2] bei vergleichenden Analysen gelagertes Getreide reicher an Kieselsäure als ungelagertes gefunden. Durch mikroskopische Prüfung ist ferner an den gebeugten Halmpartien die relativ geringere Mächtigkeit der Zellwandungen zu erkennen. Natürlich werden gelegentlich auch andere Ursachen, sofern sie eine genügende Erstarkung des Halmes verhindern, eine Lagerung dieses herbeiführen können[3]).

Zink. Wo Zink in dem Boden geboten ist, kann es in die verschiedensten Pflanzen seinen Weg finden. So scheint dieses Element nach den Beobachtungen Risse's[4] in allen Pflanzen vorzukommen, welche um Altenberg bei Aachen auf zinkreichem Boden wachsen, der an einzelnen Stellen 20 Proc. und mehr vom genannten Metalle enthält. Auch sollen nach Untersuchungen Freitag's[5] alle Pflanzen Zink aufnehmen, während Gorup-Besanez[6] kein Zink in Korn, Erbsen, Buchweizen fand, welche in einem aus 30,7 Cubikdezimeter Erde und 30 gr kohlensaurem Zink gemischten Boden cultivirt worden waren. Es wird demnach noch näher zu entscheiden sein, unter welchen Bedingungen die Aufnahme von Zink herbeigeführt oder vermieden wird. In den von Risse speziell untersuchten Pflanzen ist der Zinkgehalt theilweise ziemlich hoch. So enthielten in Procenten der Trockensubstanz Thlaspi alpestre in der Wurzel 0,167 Zinkoxyd (= 1,66 Proc. der Gesammtasche), der Stengel 0,385 Zinkoxyd (= 3,28 Proc. der Asche), die Blätter 1,50 Zinkoxyd (= 13,12 Proc. der Asche). Auch Viola tricolor, Armeria vulgaris, Silene inflata wurden zinkreich gefunden, und wenn in diesen durchgehends die Blätter viel Zink enthielten, so fiel doch auf diese nicht in allen Fällen der grösste Zinkgehalt. Da in den meisten Bodenarten Zink nicht oder kaum vorkommt, so kann dessen Fehlen in Pflanzen nicht überraschen. Uebrigens wurde Zink von Forchhammer[7] in dem Holz einiger Bäume, von Lechartier und Bellamy[8], in dem Samen einiger Pflanzen in Spuren nachgewiesen.

Nach H. Hoffmann[9] verändert das Galmeiveilchen (Viola lutea var. multicaulis[10]) in zinkfreiem Boden seine Form nicht und ebenso hat die Cultur in zinkhaltigem Boden auf die Gestalt von Viola tricolor und Thlaspi alpestre keinen Einfluss. Es dürfte deshalb auch das von Risse beobachtete besonders üppige Gedeihen von Silene inflata und Armeria gerade auf dem zinkreichsten Boden nicht einem direkten Einfluss dieses Metalles entspringen.

Aluminium findet sich in geringer Menge in vielen Pflanzen, macht aber in Lycopodium Chamaecyparissus 22,2 bis 57,4 Proc. der Asche aus und ist auch reichlich in Chlorangium Jussuii enthalten (Wolff, Aschenanalysen p. 134 u. 136). Ob die Thonerde in Lycopodium, wie es Arosenius[11] angibt, als weinsaures Salz vorhanden ist, dürfte wohl erst näher zu prüfen sein. Uebrigens sollen sich nach Church[12] in Selaginella und Psilotum (Lycopodiaceae) nur Spuren von Aluminium finden.

Vom Mangan ist auch nur dessen verhältnissmässig reichliches Vorkommen in manchen Pflanzen bekannt. So sind in der Asche von Trapa natans 7,8—14,7 Proc. Mn_3O_4 enthalten. Auch in manchen Flechten und Algen, sowie in Quercus Robur, Castanea vesca u. a.

---

1) Landwirthschaftl. Centralblatt 1872, Bd. 2, p. 202.
2) Compt. rend. 1866, Bd. 63, p. 374.
3) Vgl. Sorauer, Botan. Jahresb. 1873, p. 521.
4) Mitgetheilt bei Sachs, Experimentalphysiol. 1865, p. 153.
5) Chem. Centralblatt 1870, p. 517.
6) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 127, p. 248.
7) Annal. d. Chem. u. Physik 1855, Bd. 95, p. 89.
8) Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 688.
9) Bot. Ztg. 1875, p. 628; Unters. über Variation 1877, p. 36.
10) Diese Varietät kommt übrigens auch in anderen Gegenden vor.
11) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 237.
12) Botan. Jahresber. 1874, p. 429.

wurde öfters entweder in der ganzen Pflanze oder in einzelnen Pflanzentheilen ein grösserer Mangangehalt gefunden[1]).

Jod und Brom finden sich namentlich in Meerpflanzen, wie in Fucaceen, Zostera, doch ist Jod auch nicht nur in Meeresstrandpflanzen, sondern auch in Binnenlandpflanzen nachgewiesen[2], und wird wohl, wenn es im Substrate geboten ist, in alle Pflanzen eintreten, da Dirck's[3] die Aufnahme von Jod und Brom in Landpflanzen bei Wasserculturen beobachtete.

Fluor wurde von Salm Horstmar[4] in Lycopodium complanatum, von Wicke in Samenschalen von Getreidearten, von Wilson[5] in einigen anderen Pflanzen nachgewiesen und dürfte in kleinen Mengen wohl verbreiteter sein, da es in höheren Thieren im Zahnschmelz u. s. w. sich vorfindet.

Barium wurde nachgewiesen in einigen Holzarten, in Fucus vesiculosus und in Weizen, der in barythaltigem Nilschlamm cultivirt worden war. (Forchhammer, Annal. d. Physik u. Chem. 1855, Bd. 95, p. 84; Boedeker u. Eckhard, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1856, Bd. 100, p. 294; Dworzak, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 398). — **Strontium** ist von Forchhammer in Fucus vesiculosus gefunden.

Lithion und Rubidium sind mehrfach nachgewiesen, Caesium wohl nur zufällig deshalb nicht, weil nicht in an geeigneten Standorten erwachsenen Pflanzen darnach gefahndet wurde. (Lefebre, Compt. rend. 1862, Bd. 55, p. 430; Grandeau, Annal. d. Chim. et d. Physique 1863, III. ser., Bd. 67, p. 210; Laspeyres Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1866, Bd. 138, p. 126; W. O. Focke, Bot. Jahresb. 1873, p. 291.)

Thallium ist mehrfach gefunden von Böttger (Jahresb. d. Agrikulturchem. 1864, p. 99). **Silber** von Malaguti u. Durocher in Spuren in Fucus (cit. nach Raulin l. c., p. 98). **Quecksilber** in Pflanzen, welche auf quecksilberoxydhaltigem Boden cultivirt worden waren, von Gorup-Besanez (Annal. d. Chem. u. Pharmac. 1864, Bd. 127, p. 248). Dieser Autor fand bei analoger Cultur auch **Blei** in den Pflanzen, das auch Forchhammer (l. c.) in einigen Pflanzen nachzuweisen vermochte. **Kupfer** fand Gorup-Besanz zwar nicht in Pflanzen, welche in kupferhaltiger Erde erwachsen waren, doch ist gerade dieses Metall weit verbreitet. (De Candolle, Physiologie I, p. 383; Forchhammer l. c.; Wicke, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1864, p. 98.) Ein relativ hoher Kupfergehalt wurde gefunden in der Asche von Trifolium pannonicum von Wiegmann (Flora 1836, I, p. 21). **Kobalt und Nickel** konnte Forchhammer (l. c.) im Eichenholz, **Zinn** auch in einigen anderen Holzarten nachweisen.

Arsen ist mehrfach in Pflanzen gefunden, scheint indess nicht immer, wenn auch dieser Körper im Boden vorhanden ist, aufgenommen zu werden. (Targioni-Tozzetti, Annal. d. scienc. naturell. 1846, III. ser., Bd. 5, p. 177; E. W. Davy, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1860—61, p. 83; Daubeny, Jahresb. d. Chemie 1861, p. 736; Gorup-Besanez l. c.) **Selen** fand Cameron (Chem. Centralblatt 1879, p. 505) in Pflanzen, denen selensaures Kalium geboten worden war. **Titan** bemerkte Salm Horstmar in Getreidepflanzen. **Bor** wurde von Forchhammer in Fucus und Zostera, von Wittstein (Jahresb. d. Chem. 1857, p. 94) in den Früchten von Maesa picta nachgewiesen. Borsäure wirkt übrigens nach Peligot (Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 686) schon in schwacher Verdünnung nachtheilig auf Pflanzen.

Bodenqualität und Pflanzenvertheilung.

§ 53. Die Culturerfahrungen lehren, dass Pflanzen sich in Bodenarten ganz wohl erziehen lassen, in welchen dieselben in der Natur nicht gefunden werden, und es müssen deshalb diese Einschränkungen nicht von der Unfähigkeit

---

1) Für die in Wolff's Aschenanalysen aufgeführten Analysen sind die Quellen hier, wie im Folgenden, nicht citirt.

2) So von Göbel in Runkelrübenblättern nach A. Mayer, Agrikulturchem. II. Aufl., Bd. I, p. 272, von Chatin, Compt. rend. 1876, Bd. 82, p. 128 in anderen Landpflanzen beobachtet.

3) Berichte über d. Verhdlg. d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1869, Bd. 21, p. 20.

4) Jahresb. d. Chemie 1860, p. 540.

5) Vgl. die Citate bei A. Mayer, l. c., p. 272.

des Bodens, den Pflanzen geeignete Nahrung zu gewähren, abhängen. Auch bei den Pflanzen, welche der Aufnahme organischer Nahrung nicht bedürfen (für andere vgl. § 47), wirken eine Anzahl Faktoren zusammen, um die in der Natur uns thatsächlich entgegentretende Localisirung zu erzielen, und wenn wir hier vom Klima absehen, fallen insbesondere physikalische Beschaffenheit des Substrates und die Concurrenz mit Mitbewerbern überall ins Gewicht. Letztere führt ja auch herbei, dass in einem sich überlassenen Gartenboden andere Pflanzen an Stelle der Culturpflanzen das Terrain erobern, obgleich letztere unter Pflege gut gediehen. Entscheidend für den Sieg eines oder einiger Concurrenten kann freilich der Boden vermöge seiner chemischen Qualität, insbesondere auch durch die Verbindung, in welcher Nährstoffe geboten sind, werden, so wie ja auch in derselben Nährlösung, je nachdem sie angesäuert, resp. alkalisch ist, die besser fortkommenden Sprosspilze, resp. Spaltpilze im Kampf ums Dasein die Oberhand gewinnen.

In der That wird so durch chemisch-physikalische Eigenheiten der Substrate zum Theil die Vertheilung der Pflanzen einer Flora regulirt und öfters erzielt, dass, wenigstens in beschränkteren Gebieten, bestimmte Pflanzen nur auf Silicatgesteinen oder Kalkgesteinen gefunden werden[1]. Dass diese Einschränkung nicht durch das Bedürfniss nach Calcium oder Silicium erzielt wird, wie es wohl einige ältere Geographen annahmen, bedarf heute einer Widerlegung nicht mehr, und thatsachlich findet sich das unentbehrliche Calcium auch reichlich in der Asche der exclusivsten sogen. Kieselpflanzen. Dagegen vermag allerdings eine Zufuhr von kohlensaurem Kalk zu einem Boden die Verdrängung gewisser Pflanzen durch andere herbeizuführen[2], wie denn auch durch Berieselung mit kalkhaltigem Wasser Torfmoose (Sphagnum) oder auf Felsen aus Silicatgesteinen wohnende Moose zum Verschwinden gebracht werden können[3]. Spezielle Untersuchungen werden zu entscheiden haben, ob durch Neutralisation von Säuren, analog wie in alkalisch reagirenden Lösungen, das Fortkommen von Pflanzen unmöglich wird oder, was wenigstens für die auf Humusboden wachsenden Pflanzen wahrscheinlicher ist, die Kalkzufuhr nur andere Pflanzen relativ besser gedeihen und deshalb obsiegen macht.

Es kann hier nicht Aufgabe sein, auf die übrigens bisher nur mangelhaft behandelte Frage einzugehen, durch welches Zusammengreifen näherer und fernerer Faktoren die in einer Flora uns entgegentretende Vertheilung der Pflanzen bedingt wird. Natürlich müssen in dieser Hinsicht auch die organische Nahrung aufnehmenden Pflanzen berücksichtigt werden, und unter diesen lehren uns die etwa Zucker zu Milchsäure vergährenden Spaltpilze, dass die durch die eigene Thätigkeit allmählich sauer werdende Lösung ein Substrat wird, in welchem die Spaltpilze gegen Sprosspilze unterliegen. Mit der Ernährung erzielte Aenderung im Substrate muss auch für andere Pflanzen ins Auge gefasst werden und thatsächlich ist ja bekannt, wie das Substrat, je nach den dargebotenen Salzen, alkalisch oder sauer werden kann, wenn in wässeriger Lösung

1) Vgl. Nägeli, Botan. Mittheilungen p. 159. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 15. Dec. 1865.

2) Schulz-Fleeth, Der rationelle Ackerbau 1856, p. 201.

3) Vgl. z. B. Pfeffer, Bryogeograph. Studien aus den Rhätischen Alpen 1869, p. 126. (Separatabz. aus d. Denkschrift d. Schweiz. naturf. Ges.)

oder in einem nicht absorptionsfähigen Boden cultivirt wird (§ 12). Solche Aenderungen im Boden, mögen sie nun durch Wurzelausscheidungen oder auf andere Weise bewirkt sein, fallen gewiss mehr oder weniger ins Gewicht, wenn es sich um Concurrenz mit anderen Pflanzen handelt, und so dürften jene in einem gegebenen Falle auch einmal die Ursache werden, dass eine Pflanze von einer anderen unterdrückt wird. Dann würde aber auch nicht ganz unberechtigt sein die seit Brugmans und Coulon vielfach vertretene, später aber verlassene Anschauung, nach welcher in Folge von Wurzelausscheidungen gewisse Pflanzen sich nicht miteinander vertragen sollen. Freilich wurde die ja thatsächlich vorkommende Wurzelausscheidung in quantitativer Hinsicht überschätzt und mit Unrecht ein direkt schädlicher oder gar tödtlicher Einfluss auf andere Vegetabilien angenommen[1].

Kapitel VI.

Die Stoffumwandlungen in der Pflanze.

§ 54. Durch mannigfache Wechselwirkungen und Umlagerungen gehen die zahlreichen in der Pflanze vorkommenden chemischen Verbindungen aus den in den Organismus eingeführten organischen und anorganischen Nährstoffen hervor. Die Gesammtheit der sich abspielenden Metamorphosen und der Verlauf dieser wird aber nicht durch die endlich vorhandenen Körper angezeigt, da manche nur vorübergehend auftretende Verbindungen weiter verarbeitet werden, und somit nicht alle Produkte des Stoffwechsels dauernd in dem Organismus verbleiben. Als endliches Ziel muss aber der Physiologie eine vollständige Kenntniss aller der Umlagerungen und Wechselwirkungen vorschweben, welche irgend ein Stofftheilchen zu durchlaufen hat, von dem Augenblicke ab, wo es in die Pflanze gelangt, bis dahin, wo es fernere Umwandlung im Organismus nicht mehr erfährt, und erst dann, wenn diese Umlagerungen causal und in ihrer Bedeutung für die Pflanze aufgedeckt sind, wird ein allseitig zufriedenstellendes Bild der Stoffmetamorphosen gewonnen sein. Eine so tiefe Einsicht liegt freilich zur Zeit in keinem Falle vor, vielmehr müssen wir uns damit begnügen, wenigstens für gewisse Körper eine mehr oder weniger weitgehende Kenntniss der thatsächlichen Metamorphosen oder auch der Bedeutung dieser im Haushalt der Pflanze gewonnen zu haben, während für andere, auch für einige verbreitete Stoffe, nicht viel mehr als Existenz und Entstehung in der Pflanze festgestellt ist. Dieser lückenhaften Kenntnisse halber ist aber eine allseitig abgerundete Darstellung der Stoffmetamorphosen unmöglich.

Die Bildung der zum Aufbau der Pflanzen nöthigen Stoffe ist nie der ein-

---

1) Literatur bei Mohl, Vegetab. Zelle 1851, p. 95.

zige Zweck der Stoffmetamorphosen, durch welche stets auch zum Aufbau des Organismus und zum Unterhalt des Lebens unerlässliche Betriebskräfte gewonnen werden müssen. Zu den oft tiefgreifenden Zertrümmerungen, durch welche mit dem Nährmaterial eingeführte Spannkraft in lebendige Kraft übergeführt wird, gehört die Athmung, welche in einem besonderen Kapitel eingehender besprochen werden muss. Da bei der in keiner lebensthätigen Zelle fehlenden Athmung stets Kohlensäure entsteht und ausgegeben wird, so wird in keiner Pflanze die Gesammtmasse des eingeführten Nährmaterials, resp. der Derivate dieses vorgefunden. Nennen wir die Metamorphosen, in welchen Baumaterial oder zu fernerer Verarbeitung geeignete, also plastische Stoffe erzeugt werden, »assimilirenden Stoffwechsel«, so können wir als »zerstörenden oder destruktiven Stoffwechsel« diejenigen Metamorphosen bezeichnen, durch welche zu fernerer Verarbeitung nicht bestimmte Körper gebildet werden[1]), sei es, dass diese Excrete in der Pflanze verbleiben oder in irgend einer Form in die Umgebung ausgegeben werden.

Assimilirender und destruktiver Stoffwechsel, die beide unerlässlich für das Fortkommen einer Pflanze sind, lassen sich übrigens nicht allgemein als zwei bestimmt geschiedene Vorgänge gegenüber stellen, vielmehr greifen beide auf das innigste ineinander, und häufig genug mag bei chemischer Metamorphose eines Körpers zugleich ein Excret und ein plastischer Stoff gebildet werden. Das dürfte wohl sehr gewöhnlich, wenn nicht gar stetig, bei dem Kohlensäure als Excret liefernden Athmungsprozess zutreffen, der Hand in Hand mit anderweitigen Stoffumwandlungen im Protoplasma sich abspielt. Und wenn auch Entstehung eines Excretes nicht immer mit jedem Prozesse verbunden zu sein braucht, so dürften doch Zerspaltungen complicirter aufgebauter chemischer Körper im lebensthätigen Protoplasma immer vor sich gehen, ja die chemischen Metamorphosen, welche Stärke, Oel, Proteinstoffe u. a. im Protoplasma erfahren, mögen wohl allgemeiner durch Bildung und Entbildung complexer Molekülverbindungen vermittelt werden. Sind wir auch in dieser Hinsicht wesentlich auf Vermuthungen angewiesen, so ist doch soviel gewiss, dass plastische Stoffe nicht selten durch Zertrümmerung complicirterer Molekülverbindungen entstehen, und ich erinnere hier nur an die Bildung von Asparagin und anderen im Stoffwechsel wieder verwendbaren Amiden durch Zersetzung von Proteinstoffen.

Der assimilirende Stoffwechsel in unserem Sinne kann also in chemischer Hinsicht sowohl eine Association als eine Dissociation molekularer Verbindungen vorstellen und ist keineswegs immer, oder auch nur in hervorragender Weise, ein zu complexeren Molekülvereinigungen führender synthetischer Prozess. Solche Synthesen kommen freilich auch vor, wie u. a. die Bildung von Eiweissstoffen aus Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen lehrt, und ebenso die durch Arbeit der Lichtstrahlen vermittelte Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, Stoffwechselprozesse, welche aus praktischen Rücksichten, und weil sie einer Einfuhr von Nahrung entsprechen, schon gesondert abgehandelt wurden.

Je nach den Entwicklungsstadien und Thätigkeitsverhältnissen einer Zelle

---

1) Synonym mit assimilatorischem resp. destruktivem Stoffwechsel liess sich wohl auch progressive, resp. regressive Metamorphose anwenden.

wird entweder der assimilirende Stoffwechsel den destruktiven relativ überwiegen oder ein umgekehrtes Verhältniss bestehen. Das erstere mag wohl gewöhnlich in intensiv wachsenden oder sonst reichlich Stoffumwandlungen ausführenden Zellen zutreffen, während mit dem Nachlassen oder Erlöschen solcher Thätigkeit in lebenden Zellen die Athmung als zerstörender Stoffwechsel fortdauert.

Unter den chemischen Produkten des Stoffwechsels stehen sich Excrete und plastische Stoffe keineswegs streng geschieden gegenüber, denn nicht zu selten ist derselbe Stoff an gewissen Stellen einer Pflanze als Excret anzusprechen, während er in anderen Zellen plastisch, d. h. zu weiterer Verarbeitung bestimmt ist. Es mag hier an die auch in hungernden Pflanzen bleibenden Stärkekörner in den Schliesszellen der Spaltöffnungen und in den Zellen der Wurzelhaube erinnert werden, an den Zucker, der durch Ausscheidung in Nektarien im Allgemeinen dem Stoffwechsel entzogen wurde, ja selbst die unverändert im Pflanzenkörper verharrenden Zellwände müssten wir dieserhalb consequenterweise als Excrete bezeichnen, während in anderen Fällen Cellulose als plastisches Reservematerial im Samen aufgespeichert ist. Auch die zumeist unverändert an ihrem Bildungsort verharrenden Krystalle von Calciumoxalat werden wenigstens in einzelnen Fällen wieder gelöst und für viele Körper, wie u. a. für Gummiarten, Schleime, Gerbsäure u. a., muss es fraglich bleiben, ob sie allgemein Excrete vorstellen. Ja es ist nicht unmöglich, dass z. B. Harze und ätherische Oele, die zumeist wohl entschiedene Excrete sind, in anderen Fällen in fernere Metamorphosen als plastisches Material gezogen werden. Körper, die, einseitig nach ihrer Nichtverarbeitbarkeit im Organismus beurtheilt, Excrete sind, können aber deshalb für die Pflanze anderweitige Bedeutung haben und müssen vielleicht sogar gerade deshalb, weil sie bestimmten anderen Funktionen dienen, dem Stoffwechsel entzogen sein. Es mag hier u. a. nur an die Anlockung der Insekten durch die Nektarien, an die Festigung der Pflanze durch die Zellwände und an die von vielen Pilzen nach Aussen abgegebenen Fermente erinnert sein, durch welche letztere Stoffe in aufnehmbare Form übergeführt werden.

Die aus der Pflanze ausgeschiedenen Stoffe, die Secrete, werden im Allgemeinen, weil sie ja dem Organismus entzogen werden, Excrete sein, ohne dieserhalb zur Verarbeitung in Pflanzen unfähige Körper sein zu müssen. Fasst man aber nicht die ganze Pflanze, sondern einzelne Zellen dieser ins Auge, so können die Secrete dieser ebensowohl plastische Stoffe sein, wie es ja überall zutrifft, wo zu fernerer Verarbeitung bestimmtes Material aus einer Zelle in eine andere wandert. Indem wir, wie das auch in der Thierphysiologie üblich ist, unter Secreten auch innerhalb des Organismus verbleibende Ausscheidungen aus Elementarorganen verstehen, ist damit auch zugleich gekennzeichnet, dass ein Secret nicht Excret sein muss.

Hand in Hand mit dem Stofftransport in der Pflanze vollziehen sich leichtere oder auch tiefgreifende Metamorphosen, die im Dienste der Stoffwanderung eben nöthig sind, um die in Zellen eingeschlossenen Körper in diosmirende Form zu bringen und deren Ansammlung in anderen Zellen zu bewirken (vgl. § 12), in denen sie entweder direkt Verwendung finden oder als Reservematerial magazinirt werden. In diesem, sowie in dem die Stoffwanderung behan-

delnden Kapitel sind vielfache Beispiele zu finden, aus denen hervorgeht, dass plastisches Material öfters mannigfache Umwandlungen zum Zwecke der Translocation erfährt, ehe es an geeignetem Orte seine endliche Verwendung findet. Ehe diese erreicht ist, kann also eine lange Reihe von Wechselwirkungen und Umlagerungen stattgefunden haben, deren Verlauf durchaus nicht ohne weiteres aus der Kenntniss des ursprünglichen Nährmaterials oder irgend eines Ausgangsgliedes und der endlichen Produkte zu entnehmen ist. Diese können ohnehin vollkommen übereinstimmen, obgleich der Verlauf der Stoffmetamorphosen oder das Nährmaterial wesentlich verschieden war.

Wenn das Auftreten sehr verschiedener Stoffwechselprodukte in der Pflanze unmittelbar darthut, dass aus gleichem Nährmaterial mannigfach verschiedene Körper gebildet werden können, so lehren andere Erfahrungen, insbesondere die Ernährungsversuche mit Pilzen, wie bei sehr verschiedenem organischen Nährmaterial diese Organismen gedeihen und im Wesentlichen qualitativ gleiche Produkte des Stoffwechsels erzeugen (§ 46 u. 47). Denn Schimmelpilze kommen fort, wenn ihnen als einzige organische Nahrung u. a. Zucker oder Weinsäure oder Eiweiss geboten ist. Da bei Ernährung mit letzterem gleichfalls Zellhaut und Oeltropfen gebildet werden, so ist damit zugleich ein anschauliches Beispiel gewonnen, wie mit Zertrümmerung von Proteinstoffen stickstofffreie Körper im Organismus entstehen. Solches tritt uns zwar im Allgemeinen im Stoffwechsel höherer Pflanzen nicht so schlagend entgegen, doch dürfte auch in diesen eine entsprechende Zertrümmerung eiweissartiger Molekülkomplexe eine sehr ausgedehnte Verbreitung haben.

Die Eigenschaft der Pilze, aus mannigfachen Stoffen, die in chemischer Hinsicht sehr verschieden sein können, qualitativ gleiche Produkte zu bilden, setzt eine sehr weitgehende Fähigkeit voraus, molekulare Umlagerungen der mannigfachsten Art vollziehen zu können. Unbegrenzt ist diese Fähigkeit freilich nicht, da augenscheinlich nicht alle in den Organismus aufnehmbaren Stoffe nutzbringend verarbeitet werden können, und begrenzter als bei den Pilzen scheint solche Fähigkeit bei höheren Pflanzen zu sein, in denen übrigens immerhin eine Anzahl chemisch differenter Körper als Nährmaterial sich vertreten. So findet man als organische stickstofffreie, in physiologischer Hinsicht gleichwerthige Reservestoffe in höheren Pflanzen entweder Stärke, oder Zuckerarten, oder Zellhaut, oder fettes Oel, oder auch einige dieser Stoffe nebeneinander abgelagert. Ferner wurden gelegentlich Samen von Gräsern beobachtet, in denen die normalerweise auftretende Stärke durch fettes Oel vertreten war[1], und endlich vermag die Pflanze die oben genannten Körper ineinander umzuwandeln, so dass z. B. aus Oel Stärke oder Zucker entsteht, oder auch die umgekehrte oder eine andere Verwandlung vor sich geht. Solche mannigfache wechselseitige Umwandlungen können sich gleichzeitig in verschiedenen Organen derselben Pflanze oder in demselben Organe zu verschiedenen Zeiten vollziehen.

Als stickstoffhaltiges Reservematerial kommen in höheren Pflanzen sowohl verschiedene Proteinstoffe, als amidartige Körper vor, und wie diese aus jenen, so können auch umgekehrt Eiweissstoffe aus Amiden in der Pflanze gebildet werden. Vielleicht dienen auch Proteinstoffe, welche ja für Pilze als einzige

---

1) Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 536; Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 490.

Nahrung ausreichen, in höheren Pflanzen gelegentlich dazu, wenigstens einen Theil der stickstofffreien Nährstoffe zu liefern. Es liegt nahe, solches für die Keimpflanzen der Leguminosen anzunehmen, da in den Samen dieser Pflanzen verhältnissmässig wenig stickstofffreie Reservestoffe vorhanden sind, und die Proteinstoffe unter Bildung von Asparagin und anderen Amiden auffallige Zerspaltungen erfahren.

Hinsichtlich der Entstehung desselben Stoffes aus verschiedenem Material und somit durch verschiedene chemische Prozesse muss namentlich auch beachtet werden, dass ein Korper in der Pflanze einmal durch einen associirenden (synthetischen), das anderemal durch einen dissociirenden Prozess gebildet werden kann. Wohl nur der mangelhaften Einsicht in den naheren Verlauf der Stoffmetamorphosen halber lassen sich für solchen doppelten Ursprung zahlreiche Beispiele nicht anführen. Ziehen wir übrigens die Kohlenstoffassimilation in den Kreis unserer Betrachtungen, so haben wir einen ausgezeichneten synthetischen Prozess für den Ursprung von Starke und damit anderer Kohlehydrate, während die in den mit Proteinstoffen ernährten Pilzen gebildeten Kohlehydrate unzweifelhaft, wenn auch vielleicht auf grossen Umwegen, einer Dissociation von Eiweissmolekülen entstammen müssen. Durch solche entstehen in gewissen Fallen auch Amide, die in anderen Fallen wohl einen synthetischen Ursprung haben mögen.

Wahrscheinlich muss es übrigens scheinen, dass wenigstens gewisse nothwendige vitale Funktionen in einer gegebenen Zelle wesentlich identisch verlaufen, auch wenn dieser verschiedene Stoffe als Nahrung geboten sind, dass etwa die Dissociationen des eigentlichen Athmungsprozesses oder die Abspaltung Zellhaut bildender Moleküle stets der Hauptsache nach in gleicher Weise sich in einer bestimmten Zelle abspielen. Es bedarf dazu keiner anderen Fähigkeiten des Organismus, als der durch die Thatsachen erwiesenen Bildung gleichartiger Korper aus verschiedenen Nährstoffen, nur würde diese Transmutation gleichsam vorbereitende Stadien vorstellen, durch welche erst das zur bestimmten Verwendung befahigte Material erzeugt wird. Wirkliche Beweise für solche Annahme werden allerdings erst dann zu erbringen sein, wenn bessere Einblicke in den Verlauf der Stoffmetamorphosen gewonnen sind, welche verschiedene Nährstoffe in demselben Organismus durchzumachen haben. Dieser Weg ist kaum betreten und wird, abgesehen von anderen Schwierigkeiten, auch deshalb nicht leicht zu verfolgen sein, weil wohl oft successive Phasen der Stoffumwandlung eng aneinander gekettet und zeitlich kaum getrennt verlaufen.

Uebrigens lässt sich u. a. zu Gunsten obiger Ansicht anführen, dass Hefe nur Glycose und andere Zuckerarten nur insofern zu vergähren vermag, als sie in jene umgewandelt werden. Auch ist bemerkenswerth, dass häufigst Glycose in höheren Pflanzen aus den verschiedensten zur Verwendung kommenden stickstofffreien Reservestoffen gebildet wird. Thatsächlich sind ja auch die als plastisches Material sich documentirenden Stoffe von gleicher Qualität in einer Pilzart zu finden, wenn auch diese mit verschiedener Nahrung erzogen wurde, und so steht kein Hinderniss im Wege, dass die das plastische Material consumirenden vitalen Prozesse in den mit Traubenzucker erzogenen Individuen in der gleichen Weise, wie in den etwa mit Weinsäure ernährten Individuen, sich abwickeln. Bei Verarbeitung verschiedener Nährstoffe werden freilich Dif-

ferenzen nicht nur im Verlauf, sondern auch in den Produkten der Metamorphosen auftreten, die indess nach obiger Auffassung sich wesentlich in den so zu sagen vorbereitenden Stoffumwandlungen abspielen würden.

Können auch verschiedene organische Stoffe als Nährmaterial sich vertreten, so braucht nach Obigem der verschieden ernährte Organismus selbst in seiner Constitution nicht zu variiren. Ob thatsächlich Moleküle qualitativ verschiedener organischer Körper sich wechselseitig vertreten, wie das u. a. in Pilzen die Elemente Kalium und Rubidium oder Calcium und Magnesium vermögen, ist derzeit nicht sicher zu beurtheilen. Die Möglichkeit solcher Vertretung muss indess, so gut wie für Elementarstoffe, auch für die organische Körper bildende Atomverkettung zugegeben werden. Insofern die Atome jener Aschenbestandtheile in organischer Verbindung in den Aufbau des Pflanzenkörpers eintreten, ist übrigens mit der Vertretbarkeit jener Elemente auch der Nachweis geführt, dass wenigstens gewisse organische Moleküle durch qualitativ andere ersetzt werden können.

Ebenso aber, wie bestimmte Elementarstoffe absolut nöthig sind, mögen wohl auch bestimmte Atomverkettungen der organische Körper bildenden Elemente bestehen, die in einem gegebenen Organismus in keiner Weise durch andere vertreten werden können. Die Unentbehrlichkeit eines organischen Baustoffes wird immer ungleich schwieriger, als die Unentbehrlichkeit eines Elementarstoffes zu bestimmen sein, da ja die Pflanze bei geeigneter Nahrung die für sie nothigen organischen Körper zu bilden vermag. Thatsächlich würde es u. a. kaum möglich sein, zu entscheiden, ob das eigentliche lebendige Protoplasma zweier Individuen Unterschiede im chemischen Aufbau zeigt, da dieser selbst zur Zeit nicht mit genügender Schärfe zu bestimmen ist.

Da als Nahrung nutzbare organische Stoffe nicht gleich leicht verarbeitbar sind, so werden in Gemischen unter Umständen nur einzelne Körper als Nahrung verwendet werden, wie das von Pasteur für Traubensäure gezeigt wurde, aus der Schimmelpilze zunächst die optisch rechts drehende Weinsäure entnehmen, welche also die andere Componente, die links drehende Weinsäure, vor der Verarbeitung schützte (§ 47). Erst fernere Untersuchungen werden festzustellen haben, ob innerhalb der Zellen in analoger Weise das Vorhandensein bestimmter Stoffe die Verarbeitung anderer verhüten kann, die mit dem Fehlen jener, etwa wenn ein Hungerzustand eintritt, in den Stoffwechsel gezogen werden. Vielleicht ist das bei Ausschluss der Kohlenstoffassimilation in Zweigen und anderen Pflanzentheilen erzielbare Auftreten von Asparagin und anderen Amiden eine Folge davon, dass mit dem Mangel anderen Nährmateriales Proteinstoffe der Verarbeitung anheimfallen. Sicher kann dieses allerdings nicht behauptet werden, da, wie in § 60 mitgetheilt werden soll, auch eine andere Deutung möglich ist.

Die spezifische Qualität der Zellen ist natürlich in jedem Falle für die Art und den Verlauf der Stoffmetamorphosen wesentlich bestimmend, und diese können demgemäss auch in andere Bahnen gelenkt werden, wenn mit den Entwicklungsstadien oder durch innere oder äussere Beeinflussungen die Eigenschaften einer Zelle eine Aenderung erfahren. Wie mit den Entwicklungsstadien die Stoffmetamorphosen in einer Zelle modificirt werden, lehrt u. a. die Aufspeicherung von Reservestoffen, bei deren Wiederverwendung keineswegs im-

mer Stoffumwandlungen in umgekehrter Reihenfolge, wie bei der Ablagerung des Reservematerials, vor sich gehen.

Die für den Stoffumsatz maassgebenden Eigenschaften der Zellen werden aber durch äussere Einwirkungen in direkter oder indirekter Weise beeinflusst, und für eine einzelne Zelle oder ein einzelnes Elementarorgan sind aus der Umgebung stammende Eingriffe auch diejenigen, welche von den benachbarten Zellen oder von anderen Organen desselben Individuums ausgehen. Ohne solche Ursachen werden, wie das schon angedeutet ist, die Stoffmetamorphosen bis zu gewissem Grade modificirt, wenn das Nährmaterial sich ändert, zu dessen Verarbeitung der Organismus gezwungen ist. Bekannt ist, dass die Gährprodukte nicht gleich ausfallen, wenn Spaltpilze in verschiedenen Nährmedien cultivirt werden, und dass Analoges bei Blüthenpflanzen vielleicht im Hungerzustand eintritt, wurde bereits oben angedeutet. Anders ist es ja auch nicht, wenn den in wässriger Lösung cultivirten Pflanzen Hippursäure als Stickstoffmaterial geboten ist, und als Nebenprodukt Benzoesäure auftritt, welche ausserdem von den cultivirten Pflanzen nicht gebildet wird. Damit ist zugleich angedeutet, wie eine richtige Beachtung der Nebenprodukte über Abweichungen im Stoffwechsel und eventuell über gewisse Phasen dieses Aufschluss zu geben vermag. Alle Abweichungen von dem unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen normalen Verlaufe des Stoffumsatzes sind im Grunde genommen pathologische Phänomene, mag nun die Ursache in dem Nährmaterial, in anderen äusseren Einwirkungen oder in inneren abweichenden Zuständen des Organismus begründet sein. Wie aber der Natur der Sache nach normale und pathologische Vorgänge keineswegs durchgreifend, sondern nur graduell geschieden sind, so ist auch eine bestimmte Grenze zwischen dem normalen und pathologischen Stoffwechsel nicht zu ziehen.

Die chemische Analyse von Pflanzen lehrt nicht nur mit dem Nachweis der in der Pflanze bestehenden Verbindungen, im Vergleich zu dem gebotenen Nährmaterial, die Existenz von Stoffmetamorphosen kennen, sondern ist vielfach auch im Stande, bestimmte Umwandlungen zu kennzeichnen. Es ist dieses insbesondere dann der Fall, wenn das Verschwinden eines Körpers und das gleichzeitige Auftreten eines oder einiger anderer unter Umständen nachzuweisen ist, die jenen als einzig mögliches Bildungsmaterial für diesen oder diese kennzeichnen. Dieses kann zuweilen schon durch qualitative Analyse, in anderen Fällen nur durch quantitative Analyse unter Berücksichtigung aller in der Pflanze vorhandenen Körper erreicht werden. Auf diesem Wege wird zunächst wohl die Realität bestimmter Umwandlungen erwiesen, während im Näheren über den Verlauf und die Ursachen dieser, sowie über den Ort, wo sie sich abspielen, keine oder nur unzureichende Kenntnisse gewonnen werden. Zudem werden die üblichen analytischen Methoden öfters nicht diejenigen Verbindungen kennen lehren, in welchen die isolirten Stoffe innerhalb der Pflanze sich fanden, da die mit den Operationen verbundenen Eingriffe eine gewisse Zerlegung herbeiführen können. Auch sind die analytischen Methoden vielfach unzureichend, um alle organischen Verbindungen im Pflanzenkörper genügend isoliren und definiren zu können. Immerhin bildet die makrochemische Analyse den Boden für weiter eindringende Forschungen, und bei richtiger Versuchsanstellung, sowie unter Zuhülfenahme analytischer Bestimmungen der in einzelnen Theilen derselben Pflanze vorhandenen Stoffe, lassen sich öfters weitere Schlüsse über Gang und Bedeutung der Metamorphosen und über die Translocation plastischer Stoffe ableiten.

Erst unter Zuhülfenahme mikrochemischer Methoden aber wird es möglich, die einzelnen Zellen und Zellcomplexe näher zu bestimmen, in welchen sich bestimmte Umwandlungen abspielen, und so das zeitlich verschiedene Auftreten dieser in unmittelbar benachbarten Elementarorganen zu ermitteln. Im Allgemeinen ist nur auf dem durch makroche-

mische Untersuchungen geebneten Boden eine erspriessliche Verwendung solcher mikrochemischen Methoden möglich, deren Aufgabe es ja keineswegs ist, neue Pflanzenstoffe zu entdecken, sondern zunächst den Ort, eventuell auch die Form des Vorkommens bekannter Stoffwechselprodukte zu ermitteln. Unter Beachtung der räumlichen und zeitlichen Vertheilung der nachweisbaren Körper sind dann aber in der That mannigfache Schlussfolgerungen abzuleiten oder wenigstens in eine präcisere Fassung zu bringen, als es auf Grund makrochemischer Analyse des ganzen Pflanzenkörpers oder der isolirten Theile möglich war. Dagegen erlaubt die quantitative Bestimmung durch makrochemische Analyse aus der Bilanz verschiedener Entwicklungsstadien zuweilen Folgerungen abzuleiten, deren Begründung mit dem nur qualitativen Nachweis, welchen ja mikrochemische Methoden allein gewähren, nicht möglich ist. Um noch weitere Aufschlüsse über Ursache und Verlauf der Metamorphosen zu gewinnen, bedarf es in jedem einzelnen Falle noch besonderer, den Umständen angepasster Versuchsanstellungen und Erwägungen. Auf die Besonderheiten, die dieserhalb die Untersuchungen erfordern, kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf makrochemische und mikrochemische Methoden. Eine Anzahl mikrochemischer Reaktionen sind bei Nägeli und Schwendener, das Mikroskop 1877, zusammengestellt, über gewisse makrochemische Bestimmungen gibt u. a. Sachsse, die Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen 1877, Auskunft. Vielfach wird übrigens in den speziellen Arbeiten über die einem bestimmten Zweck angepassten Methoden Aufschluss zu holen sein.

Schon in den Uranfängen der Physiologie begegnen wir begreiflicherweise der Annahme von Stoffumwandlungen in der Pflanze, die sich ja aus der einfachen Erwägung ergeben, dass in der Pflanze die verschiedensten Körper entstehen, welche ihr in der Nahrung nicht geboten sind[1]. Aber freilich erst viel später wurden bestimmte Umwandlungen des in die Pflanze eingeführten Nährmateriales in einer dem wahren Sachverhalt entsprechenden Weise gedeutet. So wies Rollo[2] auf die Zuckerbildung beim Keimen der Gerste hin, und Senebier[3] sprach Stärke und Oel der reifen Samen als aufgespeichertes Nährmaterial an, aus welchem bei der Keimung, die er der Gährung verglich, die verschiedensten Stoffe hervorgehen. Nachdem dann Saussure[4] in dem Verfolg des Athmungsprozesses auch die Abnahme der Trockensubstanz beim Keimen von Samen festgestellt hatte, wurde wohl zuerst von Proust[5] eine vergleichende chemische Analyse eines Samens der Gerste, im ungekeimten und gekeimten Zustand, versucht und aus dem Vergleich der Resultate auf Stoffmetamorphosen, so auf die Entstehung von zuckerartigen Stoffen geschlossen. Durch solche vergleichende Analysen constatirte weiterhin Saussure[6] die Entstehung von Zucker und dextrinartigen Stoffen aus der beim Keimen des Weizens verschwindenden Stärke und später[7] auch die Zuckerbildung aus Oel beim Keimen von fetthaltigen Samen. Waren auch die analytischen Methoden mangelhaft, so war doch der Weg vergleichender Untersuchungen betreten, dessen Verfolgung durch spätere Forscher, wie Hellriegel (1855), Oudemans und Rauwenhoff (1859) u. A. den makrochemischen Boden unserer Kenntnisse über Stoffmetamorphosen schuf.

Die zuvor nur vereinzelt benutzten mikrochemischen Methoden wurden dann weiter ausgebildet und zuerst systematisch zum Verfolg der Stoffumwandlungen in der Pflanze benutzt von Sachs[8], welcher auf Grund seiner Untersuchungen eine zusammenhängende Darstellung über Stoffmetamorphosen der plastischen Materialien und deren Bedeutung für

---

1) Vgl. Sachs, Geschichte d. Botanik 1875, p. 492.

2) Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 40.

3) Physiolog. végétal. 1800, Bd. 3, p. 406. Vgl. auch de Candolle, Physiologie 1833, Bd. I, p. 170 u. 266.

4) Rech. chim. 1804, p. 16.

5) Annal. d. chim. et d. physique 1817, Bd. 5, p. 342. — Bérard (ebenda 1821, Bd. 16, p. 152 u. 225) stellte vergleichende Analysen mit Früchten verschiedener Reifungsstadien an.

6) Mémoir. d. l. soc. d. physique et d'hist. natur. d. Génève 1833, Bd. 6, p. 237.

7) Biblioth. univers. d. Génève 1842, Bd. 40, p. 370.

8) Ueber einige mikroskopisch-chemische Reaktionsmethoden. Sitzungsb. d. Wiener Akad. 1859, Bd. 36, p. 5, u. Keimung d. Schminkbohne ebenda 1859, Bd. 37, p. 57. Ueber die Stoffe, welche das Material zum Wachsthum d. Zellhäute liefern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 183.

Stoffwanderung, Aufbau wachsender Pflanzentheile u. s. w. lieferte[1]. Diese Darstellung entspricht in den wesentlichen Punkten, so weit es sich um stickstofffreie Stoffe handelt, unsern heutigen Erfahrungen, nach denen indess auch Proteinstoffe häufiger tiefgreifende Zerspaltungen erfahren (§ 60).

Die Verarbeitung der Nährstoffe ist in der Pflanze, so gut wie im Thiere, zum Aufbau des Organismus und zum Gewinn der nöthigen Betriebskraft nöthig, und wenn die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser immer in richtiger Weise als ein Nährstoffe einführender Prozess angesprochen worden wäre (§ 36), würden schwerlich, wie das oft geschah, der Stoffwechsel in der Pflanze und im Thiere als principiell verschiedene Vorgänge angesprochen worden sein.

Die plastischen Stoffe im Allgemeinen.

§ 55. Ein allseitig abschliessendes Bild des Stoffwechsels ist derzeit weder für eine einzelne Pflanzenart, noch, unter Vernachlässigung der spezifischen Eigenheiten, für die vegetabilischen Organismen im Allgemeinen zu geben. Insbesondere ist für nicht wenige Körper nur ihr thatsächliches Auftreten in der Pflanze bekannt, während sich über die Prozesse, in welchen sie ihren Ursprung nehmen, oder über ihre Bedeutung im Haushalt der Pflanze nichts sicheres aussagen lässt.

Sehen wir nun ab von den als Excrete sich verhaltenden Stoffen und fassen die zu fernerer Verarbeitung in der Pflanze bestimmten Materialien ins Auge, so lassen sich wenigstens eine Reihe von Stoffmetamorphosen kennzeichnen, die zum Zwecke des Aufbaues und des Lebensunterhaltes des Organismus sich vollziehen. Eine vollständige Kenntniss der Stoffmetamorphosen, welche die plastischen Stoffe erfahren, steht uns freilich auch nicht zu Gebote, denn über die Ursachen der Umwandlungen, über den Verlauf der Prozesse selbst, sowie über die in einem Prozess gleichzeitig entstehenden Nebenprodukte ist zumeist wenig oder gar kein Aufschluss gewonnen. Auch ist derselbe chemische Körper, wie schon im vorigen Paragraphen bemerkt wurde, in derselben Pflanze nicht immer seiner ganzen Menge nach zu fernerer Verarbeitung bestimmt, und für manche Stoffe, die in concreten Fällen sicher plastisches Material vorstellen, wie die organischen Säuren, ist es fraglich, ob sie nicht in anderen Fällen nach ihrer Bildung unverändert in der Pflanze verharren. In jedem Falle ist es ein einseitiges Vorgehen, wenn wir die in der Pflanze vorhandenen Stoffe nach Maassgabe ihrer ferneren Verarbeitbarkeit ins Auge fassen, doch ist mit Rücksicht auf die Stoffumwandlungen zur Zeit kaum eine andere Behandlung möglich. Was über die physiologische Bedeutung der unter solchen Gesichtspunkten nicht behandelten Stoffwechselprodukte bekannt oder zu vermuthen ist, wird nachher in besonderen Paragraphen mitzutheilen sein.

Die unzweifelhaft plastischen Materialien sind keineswegs sämmtlich in jeder Pflanze zu finden. So kommen u. a. Mannit und Inulin nur in bestimmten Pflanzen vor, während sie anderen in allen Entwicklungsstadien fehlen, und den Pilzen geht der Regel nach die sonst so allgemein verbreitete Stärke ab. Häufig finden sich übrigens gleichzeitig verschiedene plastische Materialien nebeneinander, und hier kann dann auch der Fall vorkommen, dass ein der

1) Vgl. auch Rochleder, Chemie u. Physiol. d. Pflanze 1858, p. 99 u. 147.

Verarbeitung anheimfallender Stoff stets nur in geringer Menge in der Pflanze vorhanden ist. Ferner können Körper, die zeitweise in Menge in der Pflanze auftreten, in anderen Lebensphasen gänzlich fehlen und durch andere plastische Materialien ersetzt sein. Beachten wir ferner, dass gewisse, sehr verbreitete und zum Theil in erheblicher Menge in Pflanzen vorkommende Körper, wie Oxalsäure, Gerbsäure, Gummi sich wie Excrete verhalten, so ist klar, dass nur die Thatsache der Verarbeitung, nicht aber allgemeinere oder beschränktere Verbreitung, sowie Vorkommen in grösserer oder geringerer Menge darüber entscheiden kann, ob ein Stoff plastisches Material vorstellt. Ist nun auch in physiologischer Hinsicht eine Trennung in allgemein verbreitete und besondere Pflanzenstoffe, wie sie Rochleder [1]) vorschlug, nicht zu billigen, so ist doch nicht zu verkennen, dass die meisten derjenigen Körper, welche wie Alkaloide, Glycoside u. a. nur in bestimmten Pflanzen und in diesen meist nur in geringer Menge vorkommen, sich wie Excrete zu verhalten scheinen.

Natürlich wird die Physiologie dahin streben müssen, die Prozesse zu erkennen, in welchen solche specifische Stoffe entstehen, sowie deren Bedeutung für die bestimmte Pflanze nachzuweisen. Somit wird auch eine Frage sein, ob ohne solche spezifische Stoffe eine bestimmte Pflanze nicht bestehen oder ob ohne besonderen Nachtheil für die Pflanze der Stoffwechsel solche Modifikationen erleiden kann, dass die Bildung des besonderen Pflanzenstoffes unterbleibt. Zwar lässt sich aus den nicht seltenen weissen Varietäten blau blühender Pflanzen, aus dem Fehlen des Amygdalins in den Früchten von Amygdalus communis var. dulcis entnehmen, dass bestimmte solcher spezifischen Stoffe ohne Nachtheil für die Pflanze fehlen können, doch darf man diese Schlussfolgerung nicht ohne Weiteres verallgemeinern. Die kleine Menge von Eisen, dessen die Pflanze bedarf, mag daran erinnern, dass ein Stoff auch dann unentbehrlich sein kann, wenn er nur in sehr geringer Menge in der Pflanze sich findet, während die allverbreitete Kieselsäure ein nicht nothwendiger Körper ist.

Die Stoffwechselprodukte verwandter Pflanzen können unter sich verschiedener sein, als die systematisch entfernter stehender Pflanzen. So führt u. a. nur ein Theil der Hutpilze Mannit als plastisches Material, und die Samen der Papilionaceen enthalten theilweise Stärke, theilweise fettes Oel als Reservestoffe. Ferner sei daran erinnert, dass z. B. Indigo, Cumarin, Chrysophansäure in Pflanzen verschiedener Familien vorkommen und sich keineswegs in allen derselben Familie zugehörigen Pflanzen finden. Allerdings können auch verwandte Pflanzen gewisse Uebereinstimmung bieten. So tritt Asparagin in den Samen der Papilionaceen besonders reichlich als Stoffwechselprodukt beim Keimen auf, und weitere Beispiele bieten sich reichlicher, wenn man die weniger verbreiteten Pflanzenstoffe ins Auge fasst. Es genüge hier, an das Chinin in dem Genus Cinchona zu erinnern, und weiter sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass in verwandten Pflanzen sich zuweilen chemisch verwandte Körper vertreten, so z. B. das Populin der Pappel, das verwandte Salicin in der Weide [2]). Ein allgemein durchgreifender Zusammenhang zwischen natürlicher Verwandtschaft und chemischen Stoffwechselprodukten, wie ihn Rochleder [3]) vermuthete,

1) Phytochemie 1854, p. 317.

2) Ueber Verbreitung der Pflanzenstoffe vgl. Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871.

3) Phytochemie 1854, p. 259.

besteht aber jedenfalls nicht, gleichviel ob wir die plastischen Stoffe oder andere Stoffwechselprodukte ins Auge fassen.

Die eingeführten Nährstoffe werden entweder unmittelbar als Bau- und Betriebsmaterial verarbeitet oder fallen erst späterhin dieser Verarbeitung anheim, nachdem sie längere oder kürzere Zeit in der Pflanze als Reservematerial aufgespeichert waren. Ohne einen gewissen Aufwand und ohne gewisse Verluste ist im Allgemeinen Magazinirung und Fortbewegung nicht zu vollbringen, ja öfters sind es tiefgreifende Metamorphosen, welche mit der Ansammlung des Reservemateriales, sowie mit dessen Fortbewegung nach den Verbrauchsorten verbunden sind. So geht z. B. häufig in reifenden Samen fettes Oel aus Stärke oder Glycose hervor, um bei der Fortbewegung von den Aufspeicherungsorten die umgekehrte Verwandlung zu erfahren. Als Beispiel tiefer Zerspaltung sind insbesondere auch die Fälle zu nennen, in denen aus Reserveproteinstoffen Amide entstehen, welche die Fortwanderung vermitteln und an Verbrauchsorten wieder zur Regeneration von Eiweissstoffen dienen. In solchen Fällen, wo zeitlich und räumlich getrennt Prozesse verlaufen, tritt besonders klar hervor, welche Kette von Umwandlungen ein in die Pflanze eingeführter Nährstoff durchzumachen haben kann, ehe er seine endgültige Verwendung in dem Organismus findet. Es gilt dieses sowohl für die organischen stickstofffreien und stickstoffhaltigen, als auch für die anorganischen Nährstoffe, die ja ohnedies nur in Wechselwirkung und Verbindung mit organischen Stoffen Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanze haben (§ 51). Nur die Unkenntniss dieses Zusammenwirkens nöthigt, die in der Asche auftretenden Elementarstoffe bei Betrachtung der Metamorphosen des übrigen organischen Materiales fast ganz unberücksichtigt lassen zu müssen.

Ebenso lässt es die derzeitige Sachlage vortheilhaft erscheinen, gesondert die Metamorphosen stickstofffreier und stickstoffhaltiger Körper zu behandeln, obgleich auch diese eng verkettet und wohl öfter unter gegenseitiger Umwandlung sich abspielen, wie das aus einigen mitzutheilenden Thatsachen unzweifelhaft hervorgeht. Indem wir hier die Metamorphosen ihrer selbst halber im Auge haben, können wir auf die in einem besonderen Kapitel zu behandelnde Stoffwanderung nur nebenbei Rücksicht nehmen, und auch hinsichtlich des Athmungsstoffwechsels muss auf das Kap. VIII verwiesen werden.

Das endliche Ziel der speziell die Baustoffe liefernden Prozesse ist natürlich mit der Kenntniss dieser gezeichnet. Insbesondere handelt es sich also um die Bildung von Zellhautmaterial und der zur Constituirung des Protoplasmakörpers nöthigen Stoffe. Sicher nehmen an dem Aufbau des Protoplasmas stickstoffhaltige, der Gruppe der Proteinstoffe zuzuzählende Körper Theil, doch lässt sich die Qualität dieser weder genau präcisiren, noch sagen, welche der sonst vorhandenen Stoffe unabänderlich zu dem eigentlichen Baumaterial des Körpers gehören, und welcher Körper in dem Protoplasma nur als Metaplasma (§ 7), also als nicht integrirende Bausteine des Protoplasmakörpers vorhanden sind. Thatsächlich finden sich im Protoplasma immer verschiedene Stoffe, fettes Oel sowie irgend ein Kohlehydrat scheinen nie zu fehlen, und auch noch andere organische Körper mögen stets vorhanden sein[1]. Diese Bausteine sind aber durchaus nicht

1) Vgl. Hofmeister, Zelle 1867, p. 1. Analysen d. Protoplasmas von Aethalium septicum wurden ausgeführt von Braconnot (Annal. d. chim. 1811, Bd. 80, p. 283) und Rodewald

unveränderliche Gebilde, erfahren vielmehr häufig Wandlungen, welche auch ihre chemische Qualität berühren. Für die Zellhaut sind Aenderungen verschiedener Art bekannt, und für den Protoplasmakörper (abgesehen von Metaplasma) dürfen wir solche gleichfalls annehmen. Denn schon die Entstehung von Chlorophyllkörpern sind u. a. wohl mit chemischer Aenderung verknüpfte Vorgänge. Sowohl die chemische Natur der Baustoffe, als auch der Organisation des Protoplasmas sind uns viel zu wenig bekannt, um beurtheilen zu können, ob spezifische Differenzen in Protoplasmakörpern durch chemische Unterschiede von Molekülkomplexen oder, bei gleichem Materiale, durch eine ungleiche Zusammenfügung zum Organismus bedingt sind.

Die stickstofffreien plastischen Stoffe.

§ 56. Von den in Pflanzen verbreiteteren Stoffen funktioniren als plastische Materialien namentlich verschiedene Kohlehydrate, Mannit und fette Oele[1]. Dagegen ist es noch fraglich, ob Aepfelsäure, Citronensäure, Weinsäure, von denen eine oder einige wohl in jeder Pflanze sich finden, als plastisches Material dienen oder der Regel nach zu anderen Funktionen bestimmt sind. Nach der Fähigkeit von Pilzen, die Salze dieser Säuren als gute Nährstoffquellen benutzen zu können, darf diese Frage nicht schlechthin beantwortet werden, weil ja, wie früher hervorgehoben wurde, in manchen Fällen Stoffe nicht zur Verarbeitung bestimmt sind, welche sonst in hervorragender Weise als plastisches Material dienen.

Von den Kohlehydraten sind Glycose, Stärke und Rohrzucker die am allgemeinsten vorkommenden plastischen Stoffe, denen sich, was Verbreitung anbelangt, fettes Oel anschliesst. Die Bezeichnung Glycose wird hier allgemein für alkalische Kupferoxydlösung reducirende Zuckerarten benutzt, von denen übrigens nur der Dextrose (Traubenzucker) und der Laevulose (Fruchtzucker) allgemeinere Verbreitung zuzukommen scheint. In wie weit diese beiden Glycosen sich getrennt oder vereint in Pflanzen finden, ist zumeist noch nicht näher untersucht[3]. Die anderen plastischen Kohlehydrate haben ein beschränkteres Vorkommen[4]). Inulin findet sich nur in bestimmten Familien als Reservematerial[5] und Trehalose (Mycose) scheint eine in gewissen Pilzen mehr oder weniger vorwiegende Zuckerart zu sein[6]. Mannit ist gleichfalls in manchen Pilzen und auch in andern Pflanzen vorhanden[7]).

(mitgetheilt in Reinke's Lehrbuch d. Bot. 1880, p. 46). Müntz (Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 8, p. 63) wies die Existenz von Trehalose in Aethalium nach.

1) Da nicht alle plastischen Materialien der Stärke verwandte Kohlehydrate sind, kann man jene nicht wohl mit Hanstein »Amyloide« nennen. Besser würde man mit Liebig (Die Chemie in Anwendg. auf Agricultur etc. 1876, 9. Aufl., p. 221) »Protoplastem« als Bezeichnung für die gesammten Nährstoffe in der Pflanze benutzen können.

2) Es ist übrigens noch zu untersuchen, ob sich nicht Maltose häufiger findet.

3) Vgl. Sachsse, Die Chemie u. Physiol. d. Farbstoffe u. s. w. 1877, p. 194 u. 216.

4) Welcher Art der nach Drude (Die Biologie von Monotropa 1873, p. 48) in Monotropa die Stärke vertretende Stoff ist, muss dahingestellt bleiben.

5) Weiteres siehe § 66.

6) Sachsse l. c., p. 242; Müntz, Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 7, p. 58.

7) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 610; Müntz l. c.

Unter den verbreiteten Kohlehydraten scheinen Gummiarten und Schleimstoffe der Regel nach zu fernerer Verarbeitung nicht bestimmte Stoffwechselprodukte zu sein (§ 61). Auch fette Oele verhalten sich gelegentlich als Excrete, wofür die in vielen Lebermoosen vorkommenden Oelkörper ein Beispiel liefern [1]. Uebrigens finden sich in Samen qualitativ verschiedene Fettarten als verarbeitbares Reservematerial, und u. a. im Samen von Cacao und Myristica moschata [2]) auch bei gewöhnlicher Temperatur feste Glyceride. Die Wachsarten dagegen, welche freilich sich wesentlich in Zellwänden und auf deren Oberfläche finden, scheinen dem Stoffwechsel entzogene Glyceride zu sein.

Ueber das Vorkommen dieser plastischen Stoffe wird, soweit es sich um Reservestoffe dreht, noch in § 66 gesprochen werden. Einer besonderen Bemerkung bedarf es kaum, dass in vegetirenden Pflanzentheilen die löslichen Körper stets gelöst vorkommen, Stärke aber sich nur in Körnerform findet, während fettes Oel entweder in Tropfenform auftritt oder auch so fein vertheilt im Protoplasma sein kann, dass es erst bemerklich wird, nachdem ein Zusammenfliessen in Tröpfchen bewerkstelligt wurde [3]. Ob das Inulin, welches sich in der Zelle stets gelöst vorfindet, mit dem Tode aber sich ausscheidet, deshalb in Lösung gehalten wird, weil eine lösliche Modifikation oder weil eine besondere Verbindung in der lebenden Zelle besteht, muss noch dahin gestellt bleiben. Uebrigens ist nach Dragendorff eine lösliche Modifikation künstlich darstellbar [4].

Die genannten plastischen Stoffe erfahren die mannigfachsten Umwandlungen ineinander, und wenn in höheren Pflanzen noch nicht alle denkbaren Uebergänge beobachtet wurden, so ist doch vielleicht keine Combination unmöglich, wenigstens ist dieses mit Rücksicht auf die Pilze anzunehmen, welche mit jedem einzelnen der genannten Körper, sofern er in aufnehmbarer Form als stickstofffreie Nahrung geboten ist, sich qualitativ gleichartig ausbilden. Das Verhalten in höheren Pflanzen zeigt übrigens, dass die genannten Stoffe nicht gleichwerthig funktioniren. So scheinen Inulin, Cellulose, Rohrzucker der Regel nach als Reservematerial zu dienen, während Stärke, Glycose und Oel zwar häufig als Reservematerial auftreten, jedoch auch die Stoffwanderung vermitteln und in lebensthätigen Zellen als Bau- und Betriebsmaterial zur Verwendung kommen. Wenn nun auch Oel, wenigstens in sehr geringen Mengen, vielleicht in jedem Protoplasmakörper vorkommt, so muss doch nicht jede Pflanze Stärke oder Glycose bilden. In Pilzen fehlt Stärke der Regel nach, und Glycose ist z. B. bei der Keimung des Hanfes, wofür unten analytische Belege mitgetheilt werden, nicht zu finden, während unter Verwendung von dem als Reservematerial gebotenen fetten Oel Stärke und Zellhaut gebildet wird.

Nach diesen und anderen empirischen Erfahrungen lässt sich also kein einzelner Körper als ein zum Zwecke der Verarbeitung durchaus nothwendiges Durchgangsglied bezeichnen. Da indess bei solcher Verarbeitung aus verschiedenem Materiale gleichartige Produkte gebildet werden, also in irgend einer Stufe des Stoffwechsels eine materielle Uebereinstimmung erzielt werden muss, so ist es immerhin möglich, dass allgemein die zu verarbeitenden stickstofffreien

---

1) Pfeffer, Die Oelkörper d. Lebermoose, Flora 1874, p. 40.
2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 485.
3) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867. p. 2. 4) Vgl. Sachsse, l. c. p. 129.

Stoffe einmal in den molekularen Aufbau der Glycose übergeführt werden, die deshalb, wenn diese Zwischenstufe schnell durchlaufen wird, niemals in nachweisbarer Menge vorhanden zu sein braucht. Ohne genügende Einsicht in die thatsächlich sich vollziehenden Umlagerungen lässt sich eine solche Annahme nicht erweisen, für die nur einige durchaus nicht vorwurfsfreie Argumente geltend gemacht werden können, welche im Allgemeinen darauf hinauskommen, dass Glycose ein häufig der endlichen Verarbeitung von plastischem Materiale vorausgehendes Produkt ist, und die verarbeitbaren Nährstoffe nicht gleichwerthig bei der Ernährung sind. Stärke muss ja ohnehin in lösliche Stoffe übergehen, die mit Wahrscheinlichkeit Glycose sein dürften, aber auch der leicht lösliche Rohrzucker scheint eine derartige Umwandlung vor der Verarbeitung zu erfahren, da er in Traubenzucker übergeführt wird, wenn er Pilzen als Nahrung geboten ist, und in höheren Pflanzen jedenfalls der Regel nach vor seiner Verwendung Umwandlungen erleidet.

Die physiologische Ungleichwerthigkeit der chemisch verwandten Kohlehydrate folgt daraus, dass Schleim und Gummi Excrete zu sein pflegen, und dass Sprosspilze den Milchzucker nicht vergähren können. Hiernach insbesondere ist zu vermuthen, dass Zuckerarten und überhaupt Körper nur insoweit in dem Gährungsprozess umgesetzt werden, als die Sprosspilze Traubenzucker aus denselben zu bilden vermögen. Auch liefert die schon erwähnte Zerlegung der Traubensäure durch Pilze ein Beispiel, dass nahe verwandte Körper, in diesem Fall rechts und links drehende Weinsäure, nicht gleich leicht verarbeitbar sind. Selbstverständlich kommen hinsichtlich der Verarbeitung die spezifischen und zeitlich nicht selten veränderlichen Eigenheiten der Zelle in Betracht. Durch solche ist es ja u. a. bedingt, dass ausgezeichnet plastische Stoffe in gewissen Fällen sich wie Excrete verhalten, und andere Metamorphosen während der Ansammlung der Reservestoffe, als bei deren Wiederverwendung sich abspielen können.

Die nächste innere Ursache einer Metamorphose lässt sich zur Zeit dann näher bezeichnen, wenn ein Körper isolirbar ist, welcher ausserhalb des lebenden Organismus dieselben Umwandlungen bewirkt, wie in der lebenden Pflanze. Eine ausgedehnte Verbreitung besitzt nur die Diastase, ein Stärke in Glycose überführendes Ferment, während Invertin, das Rohrzucker in Glycose überführende Ferment, nur beschränkt vorkommt. Die Diastase hat auch die Fähigkeit, wenigstens die in den Stärkekörnern enthaltene Cellulose in Glycose umzuwandeln, doch lässt sich aus dem Eindringen von manchen parasitischen Pilzen und aus den Wirkungen einzelner Spaltpilze auf ein von diesen Organismen ausgeschiedenes, auch andere Cellulose lösendes Ferment schliessen. Ferner kommt Spaltpilzen die Fähigkeit zu, Milchzucker in gährungsfähigen Zucker überzuführen [1].

Andere, auf die genannten stickstofffreien plastischen Stoffe wirkende Fermente sind noch nicht bekannt, denn die Isolirung eines Fette zerspaltenden Fermentes ist noch zweifelhaft, obgleich in keimenden Samen Oele unter Bildung von Fettsäuren zerlegt werden [2]. Die Prozesse, welche durch die bis

---

1) Vgl. § 47, u. Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 12.

2) Nach Durin (Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI sér., Bd. 3, p. 266) soll die aus manchen Rübensäften sich ausscheidende Gallerte aus Rohrzucker Cellulose zu bilden ver-

dahin isolirten Fermente veranlasst werden, sind hydrolytische Spaltungen, während noch kein Ferment aus Pflanzen dargestellt werden konnte, das unter Wasserentziehung Körper von höherem Molekulargewicht zu bilden vermag. Uebrigens sind auch keineswegs für alle im Stoffwechsel der lebenden Pflanze ausgeführten hydrolytischen Spaltungen isolirbare Fermente als bewirkende Ursache erkannt. In allen solchen Fällen muss es fraglich bleiben, durch welche besonderen Wirkungen innerhalb des lebendigen Organismus die uns als Thatsache entgegentretenden Metamorphosen zu Wege gebracht werden, die übrigens zum Theil, so auch die Entstehung von Rohrzucker oder Stärke aus Glycose, Verwandlungen sind, welche die Chemie derzeit nicht auszuführen vermag.

Diastase. Nachdem durch frühere Forschungen das Vorkommen eines diastatischen Fermentes in verschiedenen Pflanzen nachgewiesen war, wurde namentlich durch Baranetzky[1] und Krauch[2] die sehr ausgedehnte Verbreitung der Diastase ermittelt. Insbesondere findet sich dieses Ferment in vegetirenden Organen, doch kommt es auch in ruhenden Samen und Reservestoffbehältern vor. So führen u. a. die Samen von Pisum sativum, Mirabilis Jalapa, Aesculus hippocastanum nach Baranetzky, sowie Kiefernzellen nach Erlenmeyer[3] Diastase, während dieselbe im reifen Samen von Phaseolus multiflorus und in den ruhenden Knollen der Kartoffel fehlt. Das Ferment fanden Baranetzky und Krauch auch in manchen stärkefreien Pflanzentheilen, so der erstere in den Wurzeln von Daucus carota und Brassica rapa, sowie in den Zwiebelschalen von Allium cepa. Doch wurde diastatische Wirkung nicht für die Auszüge aller stärkeführenden Pflanzentheile erkannt. Krauch konnte in der Birke zu keiner Zeit Diastase nachweisen, und Baranetzky erhielt solches negative Resultat mit ungekeimten Samen von Quercus pedunculata. In derselben Pflanze findet sich Diastase auch nicht gerade immer in allen Theilen. Nach Krauch fehlt dieselbe der Knospe und Rinde der Rosskastanie, während sie in dem Holz der Zweige vorhanden ist, und vielleicht führt sich der von Baranetzky (p. 61) erwähnte Mangel des Fermentes in den Blättern von Melianthus major und Eucalyptus globosus auf eine Localisirung dieses Körpers zurück, der übrigens auch in Blättern anderer Pflanzen, überhaupt in den verschiedensten Pflanzenorganen vorkommt und unter den Pilzen sicher für Spaltpilze bekannt ist, auch in thierischen Organismen nicht vermisst wird.

Bei Einwirkung von Diastase auf Stärkekleister werden zunächst Dextrin und eine Kupferoxyd reducirende Zuckerart gebildet. Bei fortgesetzter Wirkung ist endlich alles in Zucker verwandelt und diese Fortdauer der Umwandlung soll, entgegen einigen älteren Angaben, nach den jüngsten Untersuchungen von Brown und Heron[4], sowie von Kjeldahl[5], durch die sich anhäufende Zuckerart nicht gehemmt werden. Auf die Streitfrage, welche Zuckerart entsteht, gehen wir nicht weiter ein und erwähnen nur, dass nach Brown und Heron (p. 247) nur Maltose erzeugt, und diese auch durch fortgesetzte Diastasewirkung nicht in Dextrose übergeführt wird. Ebenso brauchen wir hier die Frage nicht zu berühren, ob Dextrin nur Zwischenglied allmählicher Umwandlung ist, oder ob diese vermittelt wird durch wiederholte Spaltung, zunächst der Stärke und weiter der gebildeten Dextrine[6]. Unbegrenzt ist übrigens die Wirkung der Diastase nicht, jedoch sehr weitgehend, da nach Payen und Persoz[7] 1 Gewichtstheil jener 2000 Gewichtstheile Stärke in lösliche Produkte

---

mögen. Die Qualität des als Cellulose angesprochenen Körpers ist indess höchst mangelhaft untersucht und die Schlüsse des Verf. werden um so mehr mit Vorsicht aufzunehmen sein, als Scheibler (Botan. Jahresb. 1874, p. 804) andere Resultate erhielt.

1) Die stärkeumbildenden Fermente 1878.

2) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 77. In diesen Schriften, namentlich bei Baranetzky, ist die ältere Literatur gesammelt.

3) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1874, Heft 2, p. 204.

4) Annal. d. Chemie 1879, Bd. 199, p. 247.

5) Chem. Centralblatt 1880, p. 74. Das Original in Meddelser fra Carlsberg Labor.

6) Vgl. Baranetzky l. c., p. 19, sowie Brown u. Heron l. c. p. 241.

7) Siehe Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 250.

verwandeln kann. Wichtig für die Wirksamkeit der Diastase ist, wie länger bekannt, eine saure Reaktion der Flüssigkeit. Nach Brown und Heron (p. 238) hat neutralisirtes Malzextrakt nur geringere, mit Soda etwas alkalisch gemachtes Extrakt gar keine Wirkungen auf Stärkekleister. Nach Baranetzky (p. 39) begünstigt Ameisensäure die diastatische Umwandlung in höherem Grade als Salzsäure, Essigsäure und Citronensäure, welche sich in ihrer Wirksamkeit kaum unterscheiden. Zuviel Säure wirkt aber nachtheilig und kann die Diastasewirkung ganz aufheben[1]. Diese steigt nach Kjeldahl mit der Temperatur, um bei 63° C. ein Optimum zu erreichen und bei höherer Wärme wieder abzunehmen.

Entgegen den Angaben, dass unverkleisterte Stärkekörner überhaupt nicht, oder wenigstens, wie das auch Brown und Heron (p. 211) hervorhoben, erst nach dem Zertrümmern von Diastase angegriffen werden, beobachtete Baranetzky (p. 41) entschiedene Lösung intakter Stärkekörner schon bei gewöhnlicher Temperatur. Manche Stärkearten wurden leicht und schnell, andere schwieriger und langsam angegriffen, und da zu diesen die Kartoffelstärke gehört, welche öfters als Versuchsmaterial benutzt wurde, so erklären sich wohl hieraus einige der negativen Resultate anderer Forscher, jedoch bleibt unerklärt, warum Brown und Heron auch an anderen Stärkearten keine lösende Wirkung ihres Malzauszuges beobachteten.

Nach den Beobachtungen Baranetzky's schreitet die Lösung der Stärke in Diastase enthaltenden Flüssigkeiten im Allgemeinen in ähnlicher Weise fort, wie in lebenden Pflanzenzellen[2]. Diese Lösung verläuft aber ungleich an verschiedenen Stärkearten, indem einige von Innen heraus angegriffen, andere gleichsam abschmelzen oder in verschiedener Weise corrodirt werden. Dabei hinterlassen die Stärkekörner der Bohne, der Kartoffel u. a. zunächst ein Celluloseskelet, welches weiterhin gelöst wird. Wenn ein solches Skelet bei Behandlung von Weizenstärke mit diastatischer Flüssigkeit nicht erhalten wurde, so mag dieses wohl mit zeitlich zu sehr zusammenfallender Lösung von Granulose und Cellulose zusammenhängen. Der Lösungsmodus ist übrigens von Concentration der Diastaselösung, sowie von anderen Umständen abhängig, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass zuweilen dieselbe Stärkeart durch die Diastaseauszüge in etwas anderer Weise angegriffen wird, als in der lebenden Pflanze, um so weniger, als auch gelegentlich gewisse Differenzen für dieselbe Pflanzenart beobachtet wurden. Hiernach muss es um so wahrscheinlicher werden, dass auch in den Pflanzen die Diastase die Lösung der Stärke vermittelt. Immerhin wird es besonderer Prüfung bedürfen, ob nicht gelegentlich andere Ursachen in Betracht kommen, da ja in Eiche und Birke, trotz der Stärkeumwandlung, Diastase nicht gefunden wurde. Freilich ist im Auge zu behalten, dass bei Herstellung der Auszüge, durch Mischung zuvor räumlich getrennter Stoffe, thatsächlich vorhandene Diastase unwirksam gemacht werden konnte, wobei vielleicht in concreten Fällen Gerbsäure eine Rolle spielen mag[3]. Sollten bei Stärkelösung in den Pflanzenzellen Dextrin und Maltose, welche wenigstens bei Verwendung von Stärkekleister entstehen, zunächst Ursprung nehmen, so würde damit ein weiterer Wahrscheinlichkeitsgrund dafür gewonnen sein, dass jene Lösung durch die vorhandene Diastase bewirkt wird. Die bisherigen analytischen Bestimmungen haben weder die Existenz, noch das Fehlen von Dextrin[4] in der Pflanze sicher gestellt und schliessen nicht aus, dass die als Glycose bestimmte Zuckerart öfters ganz oder theilweise Maltose ist.

Ueber die chemische Natur des diastatisch wirkenden Körpers lässt sich noch nichts Bestimmtes sagen, und so muss es auch fraglich bleiben, ob nicht Diastase ein Gattungsbegriff für qualitativ verschiedene Körper ist[5]. Nach Baranetzky wirken wenigstens die aus verschiedenen Pflanzen dargestellten Präparate in wesentlich gleicher Weise auf die Stärke-

---

1) Bouchardat nach Schützenberger l. c., p. 245; Kjeldahl l. c., p. 74. — Nach Baswitz (Bericht d. chem. Ges. 1878, Bd. 11, p. 1443) beschleunigt auch CO_2 die Diastasewirkung.

2) Ueber den Lösungsmodus in lebenden Zellen finden sich auch Beobachtungen bei Nägeli, Die Stärkekörner 1858, p. 108; Gris, Annal. d. scienc. naturell. 1860, IV sér., Bd. 13, p. 106; Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 147.

3) Baranetzky l. c., p. 15.

4) Sachsse, Chemie u. Physiologie d. Farbstoffe u. s. w 1877, p. 178.

5) Dubrunfaut (Compt. rend. 1868, Bd. 66, p. 274) glaubt als Maltin eine besondere Diastaseart unterscheiden zu können.

körner einer Pflanzenart. In irgend einer Beziehung zu den Eiweissstoffen scheint indess die Diastase wohl zu stehen, und sie durfte aus jenen sowohl in der Pflanze, als auch gelegentlich in wässrigen Auszugen hervorgehen, da diese nach Baranetzky (p. 56) nach einiger Zeit diastatische Wirkung annahmen, ohne dass etwa Spaltpilze in der Lösung sich eingefunden hatten. Jedem beliebigen Eiweissstoffe kann diastatische Wirkung nicht zukommen, da solche manchen Auszugen abgeht, welche Proteinstoffe, auch gerinnbare Albumine, reichlich enthalten, doch würde die erwähnte Umwandlung es wohl verständlich machen, warum Seegen und Kretschmar[1] eine schwache diastatische Wirkung löslicher Eiweisskörper beobachteten.

Fanden auch Krauch[2], sowie Zulkowsky[3], die soweit als thunlich rein dargestellte Diastase anders zusammengesetzt als Eiweiss, besonders viel ärmer an Stickstoff, so ist damit allein noch nicht ausgeschlossen, dass gewisse Eiweisskörper gleichfalls diastatische Wirkung haben. Für die Verwandtschaft mit Eiweiss spricht auch der Umstand, dass, wie Brown und Heron (p. 258) spezieller untersuchten, die diastatische Wirksamkeit eines Malzauszuges um so mehr sank, je mehr Eiweiss durch Erwärmen coagulirt wurde, und ganz erlosch, als durch Erhitzen auf 80—85° C. fast sämmtliche gerinnungsfähigen Albuminoïde entfernt worden waren[4]. Ebenso konnten diese Forscher bei wiederholter Filtration durch poröse Thonzellen sowohl die gerinnungsfähigen Eiweisskörper, als auch die diastatische Wirkung einem Malzauszug wegnehmen[5]. Welcher Art die Veränderungen sind, durch die aus Eiweissstoffen Diastase hervorgeht, muss natürlich ganz dahin gestellt bleiben, und ebenso ist es fraglich, ob, wie Mulder und Baranetzky (p. 58) vermuthen, der Eingriff von Sauerstoff bei derartiger Umwandlung eine Rolle spielt.

Invertin. Dieses, Rohrzucker in Dextrose und Laevulose spaltende Ferment[6], wird von Hefe, Spaltpilzen und Schimmelpilzen ausgeschieden, doch soll nach Gayon[7] nicht allen Schimmelpilzen Inversionsvermögen zukommen[8]. Das Vorkommen von Invertin in höheren Pflanzen ist noch fraglich, wenigstens invertirten die von Baranetzky (l. c., p. 63) dargestellten diastatischen Fermente den Rohrzucker nicht, und so müssen die positiven Angaben von Kosmann[9], sowie von Brown und Heron[10] um so mehr mit Vorsicht aufgenommen werden, als die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass die beobachtete Inversion durch Spaltpilze erzeugt wurde, welche in den Diastase enthaltenden Auszügen entstanden waren. Mit Rücksicht hierauf bedarf Buignet's[11] Angabe, der ausgepresste Saft von Früchten habe ein gewisses Inversionsvermögen, noch spezieller Prüfung, wie auch die von Schützenberger[12] angegebene Inversion durch Elodea canadensis. Anderseits ist in den Fällen, in welchen Rohrzucker in höheren Pflanzen in Glycose verwandelt wird, noch nicht speziell nach einem invertirenden Fermente gefahndet, so dass es fraglich bleiben muss, ob durch ein solches oder durch andere Ursachen die Umwandlung bewirkt wird. Durch freie Säuren, welche übrigens in gewöhnlicher Temperatur nur langsam oder gar nicht wirken, kann Inversion innerhalb der Pflanze nicht wohl vollzogen werden, da in dem sauren Zellsaft der rothen Rübe Rohrzucker unverändert sich hält. Ebenso sind in den sehr säure-

---

1) Archiv f. Physiol. von Pflüger 1877, Bd. 14, p. 593.

2) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 101. 3) Chem. Centralblatt 1879, p. 163.

4) Ueber Wirkung von Erhitzen vgl. auch Krauch l. c., p. 102.

5) Nach Chomjakon (Bot. Jahresb. 1876, p. 262) filtriren aber unter Druck Diastase, Invertin und Emulsin.

6) Vgl. Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 256 u. 250. — Nach A. Mayer (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 72) erleidet das Invertirungsvermögen der Hefe beim Erwärmen auf 65° C. eine entschiedene Einbusse.

7) Compt. rend. 1878, Bd. 86, p. 52.

8) Elementaranalysen von Invertin lieferten Donath (Berichte d. chem. Ges. 1875, p. 286) und Barth (ebenda 1878, p. 474), vgl. auch Nägeli, Ueber d. chem. Zusammensetzung d. Hefe in Sitzungsb. d. Bair. Akadem. 1878, Heft 2, p. 177.

9) Bullet. d. l. soc. chim. d. Paris 1877, Bd. 27, p. 251.

10) Annal. d. Chemie 1879, Bd. 199, p. 187.

11) Annal. d. chim. et d. phys. 1861, III sér., Bd. 61, p. 302.

12) Botan. Jahresb. 1874, p. 806.

reichen Citronen nach Buignet[1] 28 Proc. des vorhandenen Zuckers Rohrzucker, doch lässt sich hier nicht so sicher wie bei Rüben das Zusammenvorkommen im Zellsaft behaupten. Ebenso findet sich das durch Erwärmen mit Säuren leicht in Laevulose überführbare Inulin sicher öfters in sauer reagirendem Zellsaft gelöst. Ein eine solche Verwandlung bewirkendes Ferment ist bis dahin nicht isolirt, Diastase und Invertin scheinen aber, wenn überhaupt, nur sehr schwach auf Inulin zu wirken[2].

Ein fette Oele emulgirendes oder zerspaltendes Ferment ist aus Pflanzen bis dahin nicht dargestellt. Denn Krauch[3] suchte vergeblich einen derartig wirkenden Körper zu isoliren, dessen Existenz in Pflanzen auch Schützenberger[4] nur nach den in lebenden Pflanzen sich abspielenden Vorgängen und nach dem Vorkommen eines emulgirenden Fermentes im Bauchspeichel animalischer Organismen annimmt. Bei Aufnahme von Wasser in fetthaltige Samen kommt allerdings eine emulsionsartige Vertheilung des zuvor räumlich von den Proteinkörnern getrennten Fettes zu Wege[5], ferner wird nach Müntz[6] beim Keimen Oel unter Bildung von Fettsäure, aber ohne Auftreten nachweisbarer Mengen von Glycerin, zerlegt, wie dieses aber erreicht wird, und auf welche Weise Kohlehydrate aus fettem Oele entstehen, ist unbekannt[7]. Da übrigens die fetten Säuren sich nicht übermässig anhäufen, während grosse Mengen von Kohlehydraten aus dem als Reserve abgelagerten Oel in manchen Keimpflanzen producirt werden, so müssen wohl die Fettsäuren weiter verarbeitet und speziell auch zur Bildung von Kohlehydraten verwandt werden. — Als ein Beispiel für die Zunahme von Fettsäuren seien hier die von Müntz mit Mohn erhaltenen Resultate erwähnt (p. 55). An Säure enthielt das mit Aether ausgezogene Oel des ungekeimten Samens 95,02 Proc., 3 Tage alter Keimpflanzen 98,20 Proc. und 5 Tage alter Keimpflanzen 99,20 Proc.

Als Beleg für sich vollziehende Stoffumwandlungen ist nachstehend die Zusammensetzung der ungekeimten Samen und der daraus erzogenen Keimpflanzen für Mais und Hanf mitgetheilt. Weitere Beispiele sind noch in § 59 und 60 und bei der Behandlung der Stoffwanderung in der Pflanze (Kap. VII) zu finden. In diesen Abschnitten kommen auch die Resultate mikrochemischer Untersuchungen ausgedehnter zur Besprechung.

Die Befunde für Mais geben wir hier nach Boussingault[8]. Dieser cultivirte 22 Maiskörner mit dem bezeichneten Trockengewicht von 8,636 gr in Bimsstein und unterwarf die im Dunkeln zwischen dem 5. und 25. Juli entwickelten Pflanzen, deren Stämmchen 8—10 cm massen, der Analyse. Frucht- und Samenschale der Maiskörner sind hierbei immer mit analysirt worden.

	In 22 Samen gr	In den Keimpflanzen gr	Differenz gr
Stärke und Dextrin[7] . . .	6,386	0,777	— 5,609
Glycose	0	0,953	+ 0,953
Fett	0,463	0,150	— 0,313
Cellulose	0,516	1,316	+ 0,800
Stickstoffhaltige Substanz .	0,880	0,880	0,000
Asche	0,156	0,156	0,000
Unbestimmte Stoffe . . .	0,235	0,297	+ 0,062
	8,636	4,529	— 4,107

1) L. c., auch mitgetheilt bei Sachsse, Die Chemie u. s. w. 1877, p. 218.

2) Sachsse l. c., p. 131. 3) Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 103.

4) Die Gährungserscheinungen 1876, p. 263.

5) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botan. 1872, Bd. 8, p. 525.

6) In Boussingault's Agron., Chim. agric. etc. 1874, Bd. 5, p. 50. Auch Annal. d. chim. et d. phys. 1871, IV sér., Bd. 22, p. 472.

7) Ueber die mit dem Keimen fetthaltiger Samen verbundene Sauerstoffaufnahme vgl. § 68.

8) Agron., Chim. agric. etc. 1868, Bd. 4, p. 261.

Die nachstehend mitgetheilten Untersuchungen Detmer's[1] beziehen sich auf reife Hanfsamen und im Dunklen erzogene Keimpflanzen. In den 7 Tage alten Keimpflanzen (Columne 2) hatten die Wurzeln eine Länge von 2—3 cm erreicht, und das hypocotyle Glied begann sich eben zu strecken. Nach zehntägiger Cultur (Columne 4) waren Wurzeln und hypocotyles Glied je 3—4 cm lang.

	1 100 Gewth. trockener Samen enthalten:	2 Nach 7 Tagen blieben 96,91 Gewth. (Proc.) Trockensubstanz, die enthalten:	3 Differenz v. 1—2	4 Die nach 10 Tagen bleibenden 94,03 Gewth. enthalten:	5 Differenz v. 2—4
Fett	32,65	17,12	—15,53	15,23	—1,89
Zucker (u. Dextrin)	0	0		0	
Stärke	0	8,64	+8,64	4,59	—4,05
Proteinstoffe	25,86	23,99	—1,87	24,30	+0,31
Unbestimmte Stoffe	21,28	26,13	+4,85	26,95	+0,82
Cellulose	16,51	16,54	+0,03	18,29	+1,75
Asche	4,54	4,54	0	4,54	0
	100,00	96,89		94,03	

Die Bilanz der mitgetheilten Zahlenwerthe zeigt, dass durch Athmung ein mit der Zeit sehr erheblicher Substanzverlust herbeigeführt wird. Material für diesen Prozess, wie auch für Bildung von Glycose und Cellulose, lieferte beim Mais unzweifelhaft die verschwundene Stärke. Allerdings ist auch Fett verarbeitet, doch in zu geringer Menge, um selbst bei einseitiger Verwendung ausreichend zu sein zur Deckung des Athmungsverlustes oder zur Produktion der entstandenen Mengen von Glycose und Cellulose. Beim Hanf diente Fett jedenfalls zur Bildung von Stärke, auch von Cellulose, welche übrigens aus der zunächst entstandenen Stärke hervorgegangen sein mag. Wenigstens ist zwischen dem 7. und 10. Tage eine erhebliche Menge von Stärke und viel weniger fettes Oel verarbeitet worden. Die Stoffmetamorphosen in den Keimpflanzen des Hanfs vollzogen sich, ohne dass eine nachweisbare Menge von Glycose entstand.

Ohne weitere Bemerkungen ist einleuchtend, dass derartige analytische Befunde immer nur bedingungsweise und nur bis zu einem gewissen Grade einen Einblick gestatten. Denn abgesehen davon, dass gleichzeitig verschiedene Umwandlungen vor sich gehen, werden diese auch nicht alle durch die angeführten analytischen Befunde gekennzeichnet. Denn diese sagen ja schon nichts darüber aus, welcher Art die unbestimmten Stoffe sind, und welche Umwandlungen die zu diesen gehörigen Körper erfahren, unter denen z. B. organische Säuren, Proteinstoffe u. a. eine ausgedehntere Verbreitung haben. Ferner können Metamorphosen, welche die als Proteinstoffe aufgeführten Körper erfahren, natürlich nicht hervortreten, wenn nur der Stickstoffgehalt durch Elementaranalyse ermittelt wird, und hieraus die Proteinstoffe unter der Annahme berechnet werden, dass andere stickstoffhaltige Körper nicht in der Pflanze existiren.

Mikrochemische Analysen, wie mikrochemische Befunde lehren, dass die Metamorphosen selbst dann nicht immer in der durch obige Beispiele bezeichneten Weise verlaufen, wenn gleichartige Reservestoffe vorliegen. So unterbleibt, um nur ein Beispiel anzuführen, beim Keimen ölhaltiger Samen keineswegs immer die Zuckerbildung, vielmehr tritt solche in anderen Fällen reichlich ein, z. B. beim Keimen der Samen des Kürbis (Peters) und von Allium cepa (Sachs). Umgekehrt entsteht Oel in dem reifenden Endosperm von Ricinus aus Glycose (Sachs), in dem Endosperm von Paeonia aber wesentlich aus Stärke (Pfeffer). — Der Rohrzucker in der Rübe wird aus Glycose und Stärke gebildet, und diese Stoffe gehen

1) Physiol.-chem. Unters. über d. Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 40.

aus jenem beim Austreiben der Rübe wieder hervor (§ 66). Glycose und Stärke entstehen auch aus Cellulose, welche im Samen der Dattel als Reservematerial funktionirt. Ebenso sind es Glycose und Stärke, aus denen Inulin in den Knollen von Dahlia und Helianthus tuberosus hervorgeht, und in die letzteres wieder beim Austreiben dieser Knollen verwandelt wird. Da in Knollen von Helianthus tuberosus im Frühjahr auch Laevulin gefunden wurde[1], so tritt dieses vielleicht als Zwischenprodukt der genannten Umwandlung des Inulins auf.

Nach dem Wenigen, was über Mannit und Trehalose bekannt ist, lässt sich doch schon ersehen, dass auch diese plastischen Stoffe nicht übereinstimmende Umwandlungen in verschiedenen Pflanzen erfahren. In einigen Pilzen scheint Mannit aus Trehalose hervorzugehen, da nach Müntz[2] z. B. Agaricus sulfureus im jungen Zustand nur Trehalose, später auch Mannit enthält. Gewiss entsteht Mannit nicht immer aus Trehalose, da andere Pilze, so Agaricus campestris, Cantharellus cibarius, immer nur Mannit und keine andere Zuckerart enthalten. Trehalose verwandelt sich aber nicht immer in Mannit, da Agaricus muscarius u. a. neben jener Zuckerart keinen Mannit führen. Die von Müntz mit Schimmelpilzen ausgeführten Culturen zeigen zugleich, wie spezifisch eigenthümliche Stoffe, trotz verschiedener Nahrung gebildet werden. Penicillium glaucum enthielt immer Mannit und keine Trehalose, gleichviel ob ihm als organische Nahrung Weinsäure, Glycose, Stärkekleister oder Fruchtsäfte geboten worden waren, während Mucor mucedo stets Trehalose bildete. Beiläufig bemerkt, fehlt Glycose nicht in allen Pilzen, sondern kommt in manchen Pilzen neben Mannit und Trehalose in kleiner oder auch in reichlicher Menge vor.

Nach den Angaben von de Luca[3], dass Mannit in jungen Olivenfrüchten sich reichlich findet, während der Anhäufung des Fettes aber sich vermindert und endlich schwindet, würde man Entstehung von Oel aus Mannit vermuthen dürfen. Eine nähere Prüfung wird indess erst bestimmtere Aufschlüsse geben können, da nach Funaro[4] Mannit erst dann in den Früchten auftreten soll, wenn in denselben schon der grösste Theil des Fettes gebildet ist. — Hinsichtlich der Stoffmetamorphosen des Mannits ist bemerkenswerth, dass im Athmungsprozess, bei Ausschluss von Sauerstoff, nur die Mannit enthaltenden Pilze Wasserstoff neben Kohlensäure entwickeln (Näheres § 70). Da der Mannit aus Traubenzucker durch Addition von Wasserstoff gebildet werden kann, so liegt umgekehrt die Vermuthung nahe, es möchten diejenigen Prozesse in der Pflanze zu einer Entwicklung von Wasserstoff führen, welche dahin streben, den Zuckerarten entsprechend zusammengesetzte Moleküle zu produciren, resp. zur Verwendung zu bringen.

In nachstehend verzeichneten Arbeiten sind die beim Keimen von Samen stattfindenden Stoffumwandlungen makrochemisch bestimmt. Die Resultate mikrochemischer Befunde, sowie die Literatur über Stoffmetamorphosen in anderen Vegetationsvorgängen ist in den oben bezeichneten Kapiteln und Paragraphen zu finden. — Hellriegel (Raps), Journal für prakt. Chem. 1855, Bd. 64, p. 94; A. C. Oudemans u. Rauwenhoff (Erbsen u. Buchweizen), Linnaea 1859—60, Bd. 30, p. 224; A. v. Planta (Mais), Annal. d. Chem. u. Pharm. 1860, Bd. 115, p. 332; Peters (Kürbis), Versuchsstat. 1861, Bd. 3, p. 1; Fleury (Ricinus, Raps, Mandel, Euphorbia Lathyris), Annal. d. chim. et d. phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 47; A. Beyer (Lupine), Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 168; H. Karsten (Bohne), Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 176; Sachsse, Ueber chem. Vorgänge bei Keimung von Pisum sativ. 1872; Laskovsky (Kürbis), Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 239; Schulze u. Umlauft (Lupine), Landwirth. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 821.

---

1) Vgl. Sachsse, Die Chemie d. Farbstoffe etc. 1877, p. 133.

2) Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 7, p. 60.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1861, IV sér., Bd. 15, p. 92, u. ebenda 1862, IV sér., Bd. 18, p. 125.

4) Versuchsstat. 1880, Bd. 25, p. 55.

Das Material für Bildung der Zellhaut.

§ 57. Geht aus den im vorigen Paragraphen mitgetheilten Thatsachen hervor, dass stickstofffreie plastische Stoffe das Material zur Bildung von Zellhaut liefern, so sind die neueren Beobachtungen Strasburger's[1] geeignet, wenigstens in bestimmten Fällen, Stärke oder nahe stehende geformte Körper als unmittelbares Bildungsmaterial von Zellhaut zu kennzeichnen. Bei der Theilung von Zellen gruppiren sich nämlich im Protoplasma Körnchen zur sogen. Zellplatte, aus deren materiellen Theilen die trennende Zellwand direkt hervorgeht. Diese Körnchen sind in manchen Fällen nachweislich Stärke, und dürften es auch vielfach dort sein, wo deren sehr geringe Grösse eine Bläuung durch Jod nicht zu erkennen gestattet. Indess mögen diese Körnchen in anderen Fällen auch wohl aus qualitativ verschiedener Substanz gebildet sein, da solche u. a. bei Saprolegnia auftreten, in welcher das Vorkommen von Stärke nicht bekannt ist[2]. Doch wie dem auch sei, jedenfalls werden sichtbare Körper zusammengeführt, die sich dann zur Zellhaut vereinen und hierbei allerdings eine gewisse Aenderung ihrer Qualität erfahren, da die junge, anfangs noch stärker quellungsfähige Zellhaut[3] durch Jodlösung nicht mehr gebläut wird. An dem Wesen der Sache, dass die direkt Zellhaut bildenden Körper bestimmt definirbar sind, wird nichts geändert, wenn die Körnchen zum Aufbau der Zellplatte zusammenströmen, wie das nicht selten nachweislich geschieht, oder wenn sie da formirt werden sollten, wo sie ihre Verwendung finden.

Hingegen muss eine gelöste Substanz das unmittelbare Baumaterial für Zellhaut da sein, wo diese durch Intussusception wächst. Die Qualität der Stoffe, welche zu dem Ende vom Protoplasma der Zellhaut geliefert werden, kennen wir ebenso wenig, wie das in der Imbibitionsflüssigkeit von Stärkekörnern gelöste Wachsthumsmaterial. Jedenfalls wird aber wohl der gelöste Körper, welcher unter den innerhalb der Zellhaut gebotenen Bedingungen unlösliche Cellulose liefert, dieser schon nahe verwandt sein, mag es sich nun um Glycose, Dextrin oder um eine lösliche Celluloseverbindung handeln, von deren Existenz in der Pflanze wir bislang keine Kenntniss haben.

Eine Ausscheidung von Zellhaut bildendem Material ist auch erforderlich, um freie Primordialzellen mit Haut zu umkleiden, und dass es sich hierbei um Stoffe handelt, die in sich die nöthigen Bedingungen vereinen, um mit der Ausgabe aus dem lebendigen Protoplasmakörper eine Zellhaut zu formiren, demonstriren augenfällig Schwärmsporen, welche Zellhaut in reinem Wasser bilden, und Myxomyceten, die gelegentlich mit fester Zellhaut sich umkleiden, wenn Luft das umgebende Medium ist. Der geläufigen Annahme nach ist das ausgeschiedene Bildungsmaterial eine Lösung[4], und wenn hiergegen auch keine bestimmten Gründe anzuführen sind, so wird doch eine spezielle Prüfung geboten sein, ob nicht vielleicht, wie bei der Zelltheilung, sichtbare Körperchen an die Oberfläche der Primordialzellen geführt werden, um hier zur Zellhaut zusam-

1) Zellbildung u. Zelltheilung 1880, III. Aufl., p. 342.
2) Strasburger l. c., p. 350.
3) Strasburger l. c., p. 344; Hofmeister, Zelle 1867, p. 148.
4) Siehe Hofmeister, Zelle 1867, p. 147.

menzuschliessen. Unmöglich wenigstens ist eine solche Ausscheidung bei der physikalischen Beschaffenheit des Hyaloplasmahäutchens nicht[1]).

Jedenfalls bildet sich in manchen Fällen schnell um Primordialzellen eine Zellhaut. Eine solche zeigte sich u. a. nach Thuret um die Eizelle von Fucus schon 10 Minuten, nachdem dem Meerwasser Samenfäden von derselben Pflanzenart zugesetzt worden waren[2]). An Schwärmsporen von Vaucheria sessilis beobachtete Strasburger[3]) nach 15 Minuten eine neugebildete Cellulosehaut, wenn der Protoplasmakörper zum Zurückweichen von der schon zuvor vorhandenen Zellhaut gebracht worden war, und es konnten so drei ineinander geschachtelte Membranen erhalten werden.

Da die Stärke nicht in allen Fällen das unmittelbare Baumaterial für Zellhaut ist, so haben wir auch keinen Grund, anzunehmen, dass die Produktion von Zellhaut bildenden Baustoffen immer durch transitorische, eventuell der Beobachtung sich entziehende Stärkebildung vermittelt werde, um so weniger, als andere Kohlehydrate gleichfalls der Cellulose chemisch nahe verwandt sind. Thatsächlich häuft sich allerdings Stärke sehr vielfach vorübergehend in Organen an, welche demnächst zu energischem Wachsthum bestimmt sind und in diesem die Stärke consumiren. Indess die so angehäufte Stärke ist doch der Grobkörnigkeit halber nicht zur Formirung der Zellplatte geeignet und wird, um in genügend kleine Körperchen überzugehen, eine Lösung durchmachen müssen, die in manchen Fällen unter Bildung von Glycose vor sich geht.

Nach diesen Erwägungen dürfen wir wohl vermuthen, dass die Ansammlung gerade eines unlöslichen Körpers, der Stärke, noch einen anderen Zweck hat, als zellhautbildendes Material in Vorrath anzusammeln. In der That könnte wohl eine zu massenhafte Anhäufung löslicher und osmotisch wirksamer Produkte eine zu hohe Turgorspannung der Zellen erzeugen, während, mit Vermeidung dieses, die Stärke eine massenhafte Ansammlung geeigneten plastischen Materials gestattet. Es unterbleibt denn auch solche transitorische Stärkebildung vielfach in Zellen, in welchen zwar auch Zellhaut gebildet wird, auf eine vorübergehende Ansammlung von Bildungsmaterial es aber nicht abgesehen ist. So pflegt Stärke in dem Meristem des Stengel-Vegetationspunktes[4]), selbst in ruhenden Knospen[5]) zu fehlen, ebenso im Cambium, in dessen Zellen während der Winterruhe indess zuweilen kleine Stärkekörner gefunden werden[6]). Dieses Fehlen ist übrigens nur auf die in Vorrath angesammelte Stärke zu beziehen, während die zur Constituirung der Zellplatte nöthigen winzigen Körnchen bei den bisherigen Untersuchungsmethoden wohl der Beobachtung entgangen sein dürften.

Die so häufige transitorische Ansammlung eines Stärkevorrathes in Organen, die zu energischem Wachsthum bestimmt sind, bieten u. a. viele zuvor stärkefreie Embryonen

---

1) Die Zellhautbildung bedarf erneuter Prüfung. Ich möchte fast nach einigen Erfahrungen glauben, dass das Hyaloplasmahäutchen selbst zur Zellhaut wird.

2) Diese u. a. Angaben bei Hofmeister, Zelle 1867, p. 151.

3) Studien über Protoplasma 1876, p. 54.

4) Sachs, Keimung d. Schminkbohne. Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 90; Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 251.

5) Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 307.

6) de Bary, Anatomie 1877, p. 481.

beim Keimen der Samen[1], ebenso die sich sehr schnell streckenden Sporogoniumstiele von Jungermannia bicuspidata u. a. Arten[2]. Dagegen wird u. a. keine Stärke in den sehr schnell wachsenden Sporangienträgern von Mucor u. a. Schimmelpilzen gefunden. Als Material, welches zur Verdickung der Zellwand dient, ist z. B. Stärke in den Schleuderzellen der Lebermoose anzusprechen, da in diesen die Stärkekörner mit der Ausbildung der schraubigen Verdickungen verschwinden[3]).

Durch welche Wirkungen Zellhaut aus dem unmittelbaren Bildungsmateriale entsteht, ist noch nicht zu sagen. Uebrigens sind die Bildungsbedingungen andere, wenn innerhalb einer Zellhaut und unter dem Einfluss der von schon bestehenden Cellulose-Micellen ausgehenden Molekularkräfte weitere Cellulosetheilchen aus einer Lösung niedergeschlagen werden, oder wenn es sich innerhalb des Protoplasmas um Neubildung von Zellhaut aus sichtbaren Körnchen handelt, oder endlich, wenn um eine Primordialzelle eine Zellhaut neugebildet werden muss. Die Bedingungen für Bildung sind wohl bei Hefe und Spaltpilzen, nicht aber bei anderen Pflanzen bei Ausschluss von Sauerstoff gegeben.

Das Bildungsmaterial selbst mag immerhin, wie viele Stoffwechselprodukte, durch vielleicht tief eingreifende Zerspaltungen im Protoplasma seinen Ursprung nehmen. Dagegen werden augenscheinlich die in der Zellplatte angehäuften Körnchen ohne weitgehende Umwandlungen in Cellulose übergeführt, und die Ausscheidung dieser innerhalb einer Zellwandung fordert eine Lösung, welche ausserhalb des lebendigen Organismus feste Cellulose liefern kann. Fehlen wirklich, wie es scheint, stickstoffhaltige Verbindungen in einer jungen Zellwand, so ist die Mitwirkung jener bei der fraglichen Ausscheidung von Cellulosepartikeln ausgeschlossen, und fraglich muss es auch bleiben, ob Aschenbestandtheile etwa mitwirken, da dieselben in ganz jungen Wandungen jedenfalls sehr spärlich sind, wenn nicht gar fehlen[4]. Bei der Verbreitung von Calcium in der Zellhaut wird freilich die Möglichkeit ins Auge zu fassen sein, dass dieser Körper, als Calciumverbindung der Cellulose eine Rolle bei der Bildung von festen Zellhauttheilchen spielen könnte. Erwiesen wird solcher Zusammenhang natürlich nicht, wenn bei ungenügender Zufuhr von Kalksalzen eine Pflanze nicht wächst[5], und ebenso ist es wohl nur Folge, nicht Ursache, des unterbleibenden Wachsthums, dass einzelne Cystolithen in Blättern von Ficus keine Kalkverbindung einlagern, denn diese Cystolithen bleiben winzig klein in Blättern, welche an Kalksalzen durchaus keinen Mangel leiden[6]. Einiger Einblick in die Ursachen, welche die Ausscheidung von Cellulose bewirken, dürfte kaum gewonnen werden, bevor die Eigenschaften der zur Bildung von Cellulose befähigten Lösung wenigstens in etwas bekannt sind. Aus der Eigenschaft gewisser Myxomyceten, die zuvor gebildete Zellhaut in Lösung und diese in ihren Körper überzuführen[7], erlaubt derzeit keine bestimmten Schlussfolgerungen, ebenso nicht das Verhalten der in Reserve aufgespeicherten Zellhaut des Endosperms im Dattelsamen, welche mit dem Keimen augenscheinlich Glycose liefert[8]).

Hat möglicherweise die Produktion von zellhautbildendem Materiale einen Zusammenhang mit dem Athmungsprozess, so kann doch ein bestimmtes Verhältniss zwischen gebildeter Kohlensäure und Zellhaut schon deshalb nicht bestehen, weil die Athmung auch in nicht wachsenden und keine Zellhaut bildenden Zellen fortschreitet. Es ist deshalb nicht nöthig, auf das beim Keimen von Samen zwischen producirter Kohlensäure und gebildeter Zellhaut gefundene Verhältniss, sowie auf die Schlussfolgerungen einzugehen, die von Sachsse[9] hieran geknüpft wurden. Uebrigens kann eine solche Relation auch nur unter

1) z. B. bei Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 245; Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 212.
2) Pfeffer, Flora 1874, p. 41.
3) Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 68.
4) Siehe Hofmeister, Zelle 1867, p. 239 u. 241.
5) Vgl. Raumer u. Kellermann, Versuchsstat. 1880, Bd. 25, p. 25.
6) Melnikoff, Untersuchg. über Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877, p. 48.
7) de Bary, Morphologie u. Physiologie d. Pilze 1866, p. 311.
8) Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 242.
9) Ueber chem. Vorgänge bei Keimung von Pisum sativum 1872, p. 40, u. Chemie d. Farbstoffe etc. 1877, p. 40. — Vgl. auch Laskovsky (Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 271) u. Detmer (Physiol. Unters. über Keimung ölhalt. Samen 1875, p. 88).

gleichen Bedingungen einigermaassen übereinstimmende Werthe liefern, denn z. B. mit Abschluss des Sauerstoffs hört das Wachsen, nicht aber die Kohlensäurebildung auf. Aus diesen und anderen Ursachen wird auch das Verhältniss schwankend sein, welches sich ergibt, wenn das verbrauchte Nährmaterial mit der Trockensubstanz, resp. der gebildeten Cellulose, eines damit erzogenen Pilzes verglichen wird[1]. — Dafür, dass die Zellhaut ein Oxydationsprodukt eines Kohlehydrates sei, wie das Traube[2] annimmt, sprechen die thatsächlichen Erfahrungen keineswegs, denn wenn auch die Entstehung der zellhautbildenden Stoffe mit der Athmung zusammenhängt, so werden wir dieserhalb doch nicht die Zellhautbildung selbst einen Oxydationsprozess nennen.

Metamorphosen der Zellhaut.

§ 58. Die jugendlichen Zellwände bestehen aus Cellulose und haben wohl die gleiche Elementarzusammensetzung auch dann, wenn eine gewisse Differenz gegen Reagentien vorhanden ist, wie z. B. in vielen Pilzen, deren Wandung mit Chlorzinkjod keine blaue Färbung annimmt[3]. Weiterhin wird aber sehr oft die Beschaffenheit der Zellwandungen und zwar in verschiedenem Sinne modificirt. Diese Aenderungen werden im Allgemeinen erzielt, indem entweder die Cellulose selbst in einen anderen Körper übergeht, oder andere Eigenschaften durch Infiltration fremder Stoffe annimmt, oder beide Ursachen zusammenwirken. In diesem Falle ist natürlich auch möglich, dass der eingedrungene Körper innerhalb der Zellhaut weitere Aenderungen erfährt. Ausführlich auf diese Modifikationen einzugehen, haben wir hier keine Veranlassung, da zumeist wohl die Veränderung als Thatsache bekannt ist, in die bewirkenden Ursachen aber, wenn wir von den Infiltrationen absehen, eine bestimmte Einsicht nicht gewonnen wurde, und endlich die physiologische Bedeutung im Stoffwechsel bei den meisten Metamorphosen nicht klar hervortritt, wenn auch öfters die Zweckmässigkeit einer realisirten Umwandlung in der gesammten Oekonomie der Pflanze in die Augen springt. Ueber die Thatsachen geben Hofmeister's Pflanzenzelle, sowie de Bary's Anatomie reichlichen Aufschluss, endlich sind die chemischen Eigenschaften der häufigeren Umwandlungsprodukte in Sachsse's Chemie und Physiologie der Farbstoffe u. s. w. geschildert worden.

Chemische Umwandlungen erfährt in auffälliger Weise die Zellhaut da, wo Gummiarten, Zuckerarten oder schleimige Stoffe aus derselben hervorgehen, welche löslich oder soweit quellungsfähig sind, dass eine Entfernung der Zellhaut durch Wasser erzielt werden kann. Dahin gehört u. a. die Resorption der Zellwand bei der Bildung der Gefässe und der Conjugation der Conjugaten, ferner die Bildung von Glycose aus den als Reservestoff dienenden Zellwänden im Endosperm des Dattelsamens. Weiter zählen hierher die Gummibildung in den Stammorganen von Astragalus und manchen Amygdaleen, die Entstehung von Schleim in den Epidermiszellen der Samenschalen von Lein, Quitte, Salbei u. a., sowie die Zellhautmetamorphosen in Drüsenhaaren, welche schlei-

1) Vgl. Jodin, Annal. d. scienc. naturell. 1862, IV sér., Bd. 18, p. 118; Raulin, ebenda 1869, V sér., Bd. 11, p. 280, u. namentlich Nägeli, Ueber Fettbildung bei niederen Pilzen. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1879, p. 309.

2) Monatsb. d. Berl. Akad. 1859, p. 83.

3) Hofmeister, Zelle 1867, p. 258.

mige, und wie es scheint, hier und da auch harzartige Produkte liefern[1]. Allen diesen Fällen ist gemeinsam, dass nachweislich Zellhäute, zum Theil ansehnlich verdickte Wandungen, die bezüglichen Umwandlungen erfahren. Dabei werden in manchen Fällen augenscheinlich dieselben oder ähnliche Stoffe gleichzeitig aus Stärke oder anderen Inhaltsstoffen der Zellen gebildet, wie denn überhaupt im Allgemeinen die Degradationsprodukte der Zellhaut in gegebenen Fällen auch aus anderem Materiale ihren Ursprung nehmen. In den Gummosis erleidenden Zellen des Markes und der Markstrahlen von Astragalus-Arten, sowie auch in den Epidermen von Samen ist die ohne wesentliche Formänderung der Zellhaut allmählich fortschreitende Umwandlung der Cellulose und die entsprechende Vermehrung von Gummi, resp. Schleim gut zu verfolgen. Dabei wird die Cuticula der Samenepidermis, ebenso der Drüsenhaare nicht in die Metamorphose hineingezogen und muss gesprengt werden, um den Schleimstoffen Austritt zu gestatten.

Beispiele für fremdartige Einlagerungen bieten die gewöhnlich nur allmählich, aber zuweilen in ansehnlicher Menge sich in der Zellhaut ansammelnden Aschenbestandtheile. Die Entstehung von Calciumcarbonat aus einer anderen Kalkverbindung in den Cystolithen (§ 51), sowie die Ausbildung von Calciumoxalatkrystallen in manchen Zellhäuten lehren, dass innerhalb dieser nachträglich eingelagerte und fremdartige Stoffe Umlagerungen erfahren können. Wenn es sich um das Auftreten organischer Körper innerhalb der Zellhaut handelt, ist es oft zweifelhaft, welcher Antheil Metamorphosen zuvoriger Zellhautbestandtheile oder Einlagerung fremdartiger Stoffe zufällt. Das ist auch der Fall, wenn Cellulosehäute diejenigen Veränderungen erfahren, welche man als Verholzung, Verkorkung und Cuticularisirung zu bezeichnen pflegt. Voraussichtlich wirken hier die angedeuteten Faktoren zusammen, und wenn in bestimmten Fällen in verkorkten Wandungen Cellulose nicht mehr nachzuweisen ist, so wird hier die chemische Umwandlung dieser besonders umfassend vor sich gegangen sein, während es mit verholzten und auch anderweitig modificirten Häuten gewöhnlich noch gelingt, nach Einwirkuug verschiedener lösenden Agentien eine Cellulosereaktion zu erhalten. Uebrigens mag das Nähere über diesen Gegenstand in den angegebenen Werken nachgesehen werden.

In ihrer Bedeutung für den Haushalt der Pflanze haben die Metamorphosen der Zellhaut einen verschiedenen Werth. Seltener dienen sie dazu, aus der Zellhaut plastisches Material zu bilden, wofür das Endosperm des Dattelsamens ein Beispiel liefert, häufiger gehen im Gummi, Schleimstoffen und Harzen Stoffe hervor, welche sich im Stoffwechsel wie Excrete verhalten. Durch die Verholzung gewinnen die Elementarorgane an Festigkeit, während Kork und Cuticula durch ihre physikalische Beschaffenheit (§ 10) bedeutungsvoll für die Pflanze sind.

Die meisten dieser Metamorphosen spielen sich vermöge inhärenter Eigenschaften in bestimmten Entwicklungsphasen ab, doch mögen für manche auch äussere Einwirkungen den Anstoss geben, ohne dass der causale Zusammen-

---

1) Lit. vgl. Hofmeister, Zelle p. 215; de Bary, Anatomie p. 94; Frank, Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 184; Sorauer, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 454; Prillieux, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 192. Andere Lit. ist an diesen Orten citirt.

hang bestimmter zu definiren wäre. Bemerkenswerth ist in jedem Falle, dass sich als Cuticula die Zellwandung der Epidermis ausbildet und ein Einfluss des Aussenmediums sich darin kund gibt, dass Wachseinlagerungen reichlich in Kontakt mit der Luft ausgebildet werden, aber an submersen Pflanzen fehlen. Die Bildung von Kork in Folge von Verletzungen ist, wenn auch indirekt, durch einen äusseren Eingriff veranlasst, und durch einen solchen scheint unter Umständen eine übermässige Gummosis als pathologisches Phänomen hervorgerufen zu werden. Uebrigens ist es unbekannt, durch welche nächste Wirkungen Umwandlungen von Zellhaut in lösliche Produkte erzielt werden, doch mag im Endosperm der Dattel wohl ein Zellhaut lösendes Ferment wirksam sein.

Die stickstoffhaltigen plastischen Stoffe.

§ 59. Von den in Pflanzen vorkommenden Stickstoffverbindungen fungiren insbesondere, so weit bekannt ist, Proteinstoffe und Amide als plastisches Material. Bei der Verwendung dieses im Organismus geschehen Umwandlungen verschiedener Art wohl ebenso allgemein, wie bei der Verarbeitung stickstofffreier Körper, und wenn die Pflanzen im Allgemeinen keinen oder nur geringen Verlust an Stickstoff erfahren (§ 48), so ist dieses nur eine Folge davon, dass gasförmige und überhaupt aus der Pflanze austretende Produkte gewöhnlich nicht entstehen. Die Metamorphosen aber sind theilweise tiefgreifende Zerspaltungen, und in diesen mögen auch stickstoffhaltige Körper entstehen können, die fernerhin als Excrete sich verhalten, wie das z. B. für Alkaloide der Fall zu sein scheint. Uebrigens gelten die in den vorausgegangenen Paragraphen entwickelten allgemeinen Gesichtspunkte ebensowohl für die stickstoffhaltigen als die stickstofffreien Stoffwechselprodukte.

Die Synthese stickstoffhaltiger Körper in der Pflanze fordert natürlich Metamorphosen, von denen das uns Bekannte schon mitgetheilt wurde (§ 48 u. 49). Danach vermögen Pflanzen nicht nur unter gleichzeitiger Verarbeitung anderer organischer Körper die für sie nöthigen organischen Stickstoffverbindungen zu bilden, sondern es können auch höhere und niedere Pflanzen mit verschiedenen, jedoch nicht mit allen organischen Stickstoffverbindungen ernährt werden. Auch werden nachweislich verschiedene in der Pflanze entstehende Stickstoffverbindungen weiter im Stoffwechsel verwendet. Eines der Ziele dieser und anderer Verarbeitungen der Stickstoffkörper ist in allen Pflanzen Produktion der zum Aufbau des Protoplasmas nothwendigen Proteinstoffe. Sind solche entstanden, so haben sie öfters noch weitere Veränderungen zu durchlaufen, ehe sie als Baumaterial des Protoplasmas Verwendung finden, und, wie bei stickstofffreiem Körper, sind Ansammlung und Fortleitung als Reservestoffe aufgespeicherter Eiweisskörper zuweilen mit tief greifenden Metamorphosen verknüpft. Das eigentliche Baumaterial des Protoplasmakörpers ist während der Lebensthätigkeit dieses wohl im Allgemeinen mannigfachen, vielleicht dauernden Aenderungen unterworfen, jedenfalls wohl in einem höheren Grade, als das Gehäuse des lebendigen Organismus, die Zellhaut, welche ja auch schon häufig Modifikationen erfährt.

Als Produkte tieferer Zerspaltung eiweissartiger Körper treten namentlich

verschiedene amidartige Verbindungen [1] in den Pflanzen auf, Körper, aus denen der vegetabilische Organismus wieder Eiweissstoffe zu bilden vermag. Vermuthlich werden die verschiedenen in Pflanzen vorkommenden Amide sämmtlich durch Zersetzung von Proteinstoffen entstehen können, doch lässt sich ein solcher Ursprung nicht in allen Fällen bestimmt erweisen, da auch eine synthetische Bildung, etwa aus Kohlehydraten und Salpetersäure, als möglich zugegeben werden muss und als Vorstufe für den Aufbau von Proteinstoffen vielleicht häufiger zutrifft. In anderen Fällen ist übrigens eine Entstehung von Amiden aus Proteinstoffen, oder wenigstens anderen organischen Stickstoffverbindungen, unzweifelhaft. In den reifen Samen von Lupinus luteus fallen u. a. von den 9,46 Proc. Stickstoff, welche die Trockensubstanz enthält, 8,15 Proc. auf Proteinstoffe, 1,31 Proc. auf andere Stickstoffverbindungen. Da nun Schulze und Umlauft [2] in den 12 Tage alten Keimpflanzen so viel Asparagin gebildet fanden, dass 3,86 Proc. jenes Stickstoffvorrathes in dem Asparagin enthalten waren, so müssen Proteinstoffe in jedem Falle zersetzt worden sein. Ob zugleich etwas Asparagin aus anderen organischen, ihrer Qualität nach theilweise unbestimmten Stickstoffverbindungen des Samens entstand, lässt sich nicht sagen. Indess auch solcher Ursprung erfordert ja Metamorphosen des stickstoffhaltigen Reservemateriales, von dem noch mehr verarbeitet wurde, als das entstandene Asparagin anzeigt, da gleichzeitig noch andere amidartige Körper in freilich geringerer Menge entstanden.

Lässt sich für Keimpflanzen anderer Pflanzenfamilien, in denen eine geringere Menge von Amiden auftritt, oder für austreibende Knospen, Knollen und andere Pflanzentheile, in denen nicht selten eine grössere Menge des Stickstoffvorrathes in Form anderweitiger organischer Verbindungen vorhanden war, eine Neubildung oder Vermehrung eines Amides nicht immer gerade auf eine Zersetzung von Eiweissstoffen mit aller Sicherheit zurückführen, so werden doch zum mindesten durch solche Neubildung und Vermehrung von Amiden innere Metamorphosen vorhandener organischer Stickstoffverbindungen angezeigt, wenn durch die obwaltenden Verhältnisse ein anderer Ursprung ausgeschlossen ist.

Amidartige Körper sind in Pflanzen offenbar sehr verbreitet, obgleich dieselben, wie Samen lehren, in gewissen Entwicklungsstadien fehlen können. Uebrigens funktioniren Amide nicht nur als Translocationsmittel, sondern auch als Reservematerial. Als solches treffen wir Amide in Kartoffeln, Rüben, und vielleicht finden sich dieselben neben Proteinstoffen in den meisten, wenn nicht in allen saftig bleibenden Reservestoffbehältern. Ein endgültiges Urtheil gestatten die erst in jüngeren Jahren ausgedehnteren Untersuchungen noch nicht, ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob Amide ausnahmslos in vegetirenden Pflanzenorganen vorkommen. In solchen konnten sie wenigstens immer, wenn speziell darnach gesucht wurde, nachgewiesen werden, und hiernach darf man denselben mit Rücksicht auf den Stoffwechsel stickstoffhaltiger Körper etwa eine analoge Bedeutung zuerkennen, wie bezüglich des stickstofffreien Materiales

---

1) Es mag fernerhin der Kürze halber von Amiden gesprochen werden, obgleich auch Amidosäuren und Amine in Betracht kommen.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 830 u. 850.

den löslichen Kohlehydraten, die ja auch nicht gerade in jeder Pflanze und jedem Pflanzentheile vorkommen müssen, insbesondere auch in Samen zurücktreten oder fehlen, übrigens als Reservematerial und als Translocationsmittel funktioniren. In jeder Keimpflanze konnte, wenn speziell darauf geprüft wurde, das Auftreten von Amiden constatirt werden. Kellner[1] fand Amide in jüngeren und älteren Entwicklungsstadien verschiedener Pflanzen und zwar sowohl in höheren Pflanzen, als auch in einigen Hutpilzen. Das Auftreten von Amiden in niederen Pilzen, namentlich in Spalt- und Sprosspilzen, ist durch verschiedene Forscher festgestellt.

Verschiedene Amide können sich in einem analogen Sinne wie verschiedene Kohlehydrate vertreten. Dem entsprechend werden auch nicht in jeder Pflanze sämmtliche plastische Amide und die vorhandenen in einem spezifisch ungleichen Verhältniss gefunden, endlich ist auch eine nach Art und Entwicklungsstadium ungleiche Menge des Stickstoffgehaltes in Amidform im Organismus vorhanden. Um dieses zu begründen, reichen die festgestellten Thatsachen vollkommen aus, obgleich ganz genaue Bestimmungen über das Mengeverhältniss einzelner Amide nicht mit aller Exaktheit ausgeführt werden konnten, und zumeist in den Auszügen nach gewissen Reaktionen (Verhalten gegen salpetrige Säure u. s. w.) auch amidartige Körpern enthalten zu sein scheinen, deren Qualität noch nicht näher ermittelt wurde.

Als Beispiel mögen hier einige Resultate mitgetheilt werden, welche Schulze[2] mit Keimpflanzen der gelben Lupine und des Kürbis erhielt. In den Keimpflanzen der Lupine kann Asparagin selbst bis zu 30 Proc. der Trockensubstanz ausmachen und nimmt immer weit mehr Stickstoff in Beschlag, als auf die anderen nur spärlich vorhandenen Amide fällt, unter denen eine dem Tyroleucin ähnliche Substanz, ferner etwas Leucin und eine Spur Tyrosin nachgewiesen wurden. Die beiden letzteren finden sich auch in den weniger Amidkörper bildenden Kürbiskeimlingen, in welchen Asparagin relativ sehr zurücktritt, während am reichlichsten Glutamin ist, das von Schulze in Lupinenkeimlingen vergeblich gesucht wurde. Nach den freilich nur annähernden Bestimmungen lieferten 100 Th. Trockensubstanz der Kürbiskeimpflanzen 1,75 Th. Glutaminsäure, 0,06 Th. Asparaginsäure[3]), 0,06 Th. Asparagin und 0,25 Th. Tyrosin.

In Rüben ist gleichfalls weniger Asparagin, dagegen Glutamin und Betain enthalten, während der Nachweis von Glutamin in Kartoffeln nicht gelang, in denen Asparagin reichlicher vorkommt, ein Körper, der auch in den Wurzeln von Scorzonera, Robinia u. a. gefunden wird[4]. Kartoffeln und Rüben lehren uns zugleich Amide als Reservestoffe kennen und zwar ist deren Menge erheblich, da nach verschiedenen Versuchen von Schulze[5]) in reifen Kartoffelknollen

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 245 u. 246 Anmerk. 2. — Auch Emmerling, Versuchsstat. 1879, Bd. 24, p. 139.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 9, p. 12.

3) In den Pflanzen selbst kommt wohl hauptsächlich Asparagin und Glutamin vor, aus welchen die genannten Säuren aber sehr leicht durch Spaltung entstehen.

4) Schulze, l. c. p. 22. Vgl. ferner Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellschaft 1874, p. 570 (für Robinia); Luca und Ubaldini, Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 2, p. 380 (für Stigmaphyllon).

5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 86.

im Mittel nur 56,2 Proc. des Gasammtstickstoffes in Proteinstoffen gebunden sind, die übrigen 43,8 Proc. auf nicht eiweissartige Körper fallen, unter denen Amide vorwiegen. Auch in Rüben und Topinamburknollen wurden ähnliche Verhältnisse gefunden [1]. Für vegetirende oberirdische Pflanzentheile zeigen die von Kellner [2]) erhaltenen Resultate, dass mindestens $^1/_8$, zumeist ein grösserer Bruchtheil des Gesammtstickstoffes in Amidform vorhanden ist.

Von den genannten Amiden scheinen in höheren Pflanzen Asparagin und Glutamin am häufigsten und reichlichsten aufzutreten, ob auch Leucin und Tyrosin [3]) allgemeiner vorkommen, muss noch festgestellt werden. Für niedere Pilze ist Asparagin und Glutamin bis dahin noch nicht angegeben, dagegen sind Tyrosin und Leucin nachgewiesen, und als fernere Produkte des Stoffwechsels wurden noch folgende stickstoffhaltige, voraussichtlich als plastisches Material funktionirende Stoffe gefunden: Guanin, Xanthin, Sarkin, Hypoxanthin, Carnin [4]). Ob als Zersetzungsprodukt organischer Stickstoffverbindungen auch Ammoniak gebildet wird, wie das nach Beobachtungen von Hosaeus [5]), sowie von Sabanin und Laskovsky [6]) scheint, muss einstweilen fraglich bleiben.

Während der Stickstoff der zerspaltenen Proteinstoffe zur Bildung amidartiger Körper verwandt wird, geht aus dem Schwefel Schwefelsäure hervor, vielleicht entstehen auch Sulfosäuren, deren Auftreten für Pflanzen noch nicht sicher gestellt, indess für den Stoffwechsel thierischer Organismen bekannt ist. Eine solche Entstehung von Schwefelsäure wurde von Schulze [7]) in den Keimpflanzen von Lupinen, Wicken und Kürbis festgestellt und der Zusammenhang mit der Eiweisszersetzung zugleich dadurch erwiesen, dass der Schwefelsäuregehalt in der Pflanze um so mehr zunahm, je grösser die Menge der gebildeten Amide war.

Sicherlich entstehen aber bei der Zersetzung von Eiweissstoffen noch weitere Produkte, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Abspaltung von Kohlensäure und stickstofffreier organischer Substanz, sei es nun mit oder ohne gleichzeitige Bildung von Amiden, ein in der Pflanze sehr verbreiteter Vorgang ist. Allem Anschein nach ist die im Athmungsprozess auftretende Kohlensäure ein Produkt der Zerspaltung eiweissartiger Moleküle im lebendigen Protoplasma, und vielfach mag dieses Metamorphosen, in denen uns als Ausgangsglieder und Endprodukte stickstofffreie organische Körper entgegentreten, so vermitteln, dass jene zu verwandelnden Stoffe inzwischen in Verband mit Eiweissmolekülen

---

1) Vgl. die Literatur bei Kellner, Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 250.

2) Kellner, l. c. p. 245.

3) Das über das Vorkommen dieser Körper Bekannte findet sich in den citirten Arbeiten Schulze's angegeben; auch bei Detmer, Physiol. d. Keimungsprozesses 1880, p. 180. Ferner Borodin, Bot. Ztg. 1878, p. 801. — Einen vielleicht dem Kreatin ähnlichen Körper fand Schulze in Platanenknospen.

4) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 4. Mai 1878, p. 170; Schützenberger, Compt. rend. 1874, Bd. 78, p. 493. Verschiedenes auch in Nägeli's Schriften über Gährung u. niedere Pilze, ferner bei Müntz in Annal. d. chim. et d. phys. 1876, V sér., Bd. 8, p. 61.

5) Jahrb. d. Agrikulturchem. 1867, p. 100.

6) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 407. — Vgl. auch Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 420.

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 856; 1878, Bd. 7, p. 438; 1880, Bd. 9, p. 21. — Für Erbsen vgl. Kellner in Sachsse's Phytochem. Unters. 1880, I, p. 58.

treten. Etwas derartiges würde bei den durch Fermente erzielten Verwandlungen dann zutreffen, wenn diese stickstoffhaltigen Körper in einem analogen Sinne wie die Schwefelsäure bei der Aetherbildung, d. h. durch ein fortgesetztes Spiel von Neubildung und Entbildung, die Metamorphose von verhältnissmässig grossen Mengen Stärke, Rohrzucker oder anderen Körpern bewirken.

Hinsichtlich der Ausdehnung solcher Abspaltungen im Protoplasma sind wir freilich im Allgemeinen nur auf Vermuthungen angewiesen, doch ist es wenigstens gewiss, dass Pilze aus Proteinstoffen Oel und überhaupt die zum Aufbau für Zellhaut und zu sonstigen Funktionen nöthigen stickstofffreien Stoffe bilden können. Denn Schimmel-, Spross- und Spaltpilze kommen mit Proteinstoffen oder Peptonen ernährt normal fort, und speziell auch Zellhaut und Fette werden wie sonst gebildet. Das Auftreten von Fetten unter gleichzeitigem Schwinden von plasmatischen Stoffen konnte ferner Nägeli beobachten, als jugendlicheren, noch fettarmen Pilzen die Zufuhr weiterer organischer Nahrung entzogen wurde. Diese Bildung von Fetten war durchgehends um so ansehnlicher, je lebhafter Wachsthum und Athmung, also auch der Stoffwechsel thätig waren [1]. Mit diesen Erfahrungen ist zwar nicht die zwingende Nothwendigkeit, aber doch die Möglichkeit erwiesen, dass Fette und zellhautbildende Stoffe auch da durch Zerspaltung eiweissartiger Körper entstehen, wo jene nach empirischen Erfahrungen auf stickstofffreies Nährmaterial sich zurückführen. Vielleicht wird beim Keimen von Lupinus und anderen Leguminosen besonders reichlich stickstofffreies Material producirt, da letzteres gegenüber den Proteinstoffen in verhältnissmässig geringer Menge im Samen enthalten ist [2], und Amide als Zersetzungsprodukte von Eiweissstoffen reichlicher auftreten, als in Keimpflanzen anderer Arten, deren Samen eine relativ grössere Menge von stickstofffreien Reservestoffen enthält.

Ohne nothwendige Vermittlung tieferer Zerspaltungen erfahren die zur Klasse der Proteinstoffe gehörigen Körper häufige Verwandlungen ineinander, und vielleicht spielen die durch leichtere Metamorphose entstehenden Peptone eine ausgedehntere Rolle im Stoffwechsel, als es nach den derzeitigen Erfahrungen über das Vorkommen dieser Körper in der Pflanze scheinen mag. Bei unserer mangelhaften Kenntniss der zahlreichen, den Proteinstoffen zugehörigen Verbindungen müssen nothwendig manche Veränderungen übersehen werden, und wo solche nachweislich in der Pflanze stattfinden, lässt sich doch nicht leicht eine bestimmte Charakteristik der chemischen Produkte geben. Uebrigens scheinen die eigentlichen Baustoffe des Protoplasmakörpers qualitativ verschieden von den plastischen Proteinstoffen zu sein. Voraussichtlich gehören zu jenen Baustoffen eiweissartige Körper, die bisher überhaupt nicht aus den Pflanzen dargestellt wurden, weil sie an sich unlöslich sind oder mit der Tödtung des Protoplasmas sehr leicht in unlösliche Formen übergehen (vgl. § 7). Jedenfalls erfahren die in jugendliche Zellen eingeführten Proteinstoffe eine Metamorphose, da ältere Zellen, sofern sie nicht Reservestoffe führen, mit alkalischer Kupferlösung nicht mehr die violette Färbung geben, welche lösliche Eiweissstoffe mit dem genannten Reagens annehmen [3]. Wie zwischen Zellhaut und

1) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Mai 1879, p. 287.
2) Vgl. Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 45.
3) Sachs, Flora 1862, p. 297.

den zu ihrem Aufbau das Material liefernden Kohlehydraten, besteht offenbar auch ein qualitativer Unterschied zwischen dem Baumaterial des Protoplasmas (Organeiweiss und den zugeführten Proteinstoffen (circulirendes Eiweiss). Von den plastischen Eiweissstoffen scheinen weiter einige den Pflanzencaseinen zugehörige Körper wesentlich als Reservematerial zu funktioniren, während Albumine häufig circulirend, aber auch als Reservematerial angetroffen werden.

Qualität der Proteinstoffe. Ein Eingehen auf die chemischen Eigenschaften der Eiweissstoffe ist hier nicht geboten und ebenso kann dahin gestellt bleiben, ob eine Unterscheidung in Caseine und Albumine gerechtfertigt ist. Wenn Ritthausen bei gleicher Behandlung qualitativ verschiedene Caseine aus verschiedenen Pflanzen gewann, so deutet dieses jedenfalls auf Differenzen zwischen den in Pflanzen vorkommenden Proteinstoffen hin. Allerdings brauchen die dargestellten Proteinstoffe deshalb nicht der in der Pflanze vorkommenden Verbindung zu entsprechen, da ohnehin ja Eiweissstoffe sehr leicht Veränderungen erfahren. Nach Hoppe-Seyler[1] wurden die nicht coagulirbaren Caseine aus den in den Pflanzen vorkommenden coagulirbaren Globulinen hervorgehen, die zwar für sich unlöslich sind, wohl aber durch verdünnte Alkalien und manche Salze in wässerige Lösung gebracht werden können[2]. Derartige Proteinstoffe werden denn auch in der Pflanze durch lösende Agentien in Lösung gehalten. Für die in Samen sich findenden Proteinkörner konnte ich constatiren, dass sie durchgehends aus Eiweissstoffen bestehen, welche für sich in Wasser unlöslich sind und, wo eine mehr oder weniger weitgehende Lösung zu Stande kommt, dieses durch Salze bewirkt wird, welche innerhalb der Proteinkörner sich finden, durch Digestion mit Alkohol, der ganz wenig Schwefelsäure enthält, aber zersetzt und wirkungslos gemacht werden können[3]. Beachtenswerth ist also, dass eine Lösung geformter, aus Proteinstoffen zusammengesetzter Gebilde nicht nothwendig mit einer chemischen Metamorphose der constituirenden Eiweissstoffe verknüpft sein muss[4]. Wie verschiedene den Proteinstoffen (diese im weitesten Sinne genommen) zugehörige Verbindungen eine physiologisch besondere Bedeutung haben, können u. a. noch die den Eiweisskörpern sicher nahe stehenden Fermente (Diastase, Invertin u. a.) lehren, auch lässt die intensive Aufspeicherung von Carmin und anderen Farbstoffen auf einen qualitativen Unterschied der den Protoplasmakörper aufbauenden, vermuthlich eiweissartigen Stoffe schliessen. Ob gerade das Nuclein immer ein wesentlicher Bestandtheil des Zellkernes oder überhaupt pflanzlichen Protoplasmas ist, muss fraglich bleiben[5]. Beiläufig sei noch bemerkt, dass die Krystalloide der Paranuss nach Schmiedeberg[6] wahrscheinlichst aus einem Magnesiumvitellinat bestehen.

Um die Anhäufung von Asparagin in Keimpflanzen von Lupinus luteus zu demonstriren, sind nachstehende von Schulze[7] gefundene Zahlen mitgetheilt. Aus diesen ist auch zu ersehen, dass mit Abnahme der Eiweissstoffe Asparagin zunimmt, übrigens auch die anderen, nicht einzeln bestimmten stickstoffhaltigen Körper eine Vermehrung erfahren. Die im Dunklen

---

1) Physiolog. Chemie 1877, p. 75. Weyl, Beiträge z. Kenntniss thierisch. u. pflanzl. Eiweisskörper 1877; Vines, Proceedings of the Royal Soc. 1880, Nr. 204, p. 387. — Vgl. dazu Ritthausen, Die Eiweisskörper 1872, und dessen Aufsätze in Pflüger's Archiv 1877, Bd. 15, p. 269; 1878, Bd. 19, p. 15; 1880, Bd. 21, p. 81.

2) Ausser den oben citirten Schriften vgl. Detmer, Unters. über d. Keimungsprozess in Wollny, Forschungen auf dem Gebiete d. Agrikulturphysik, Bd. II, Heft 4.

3) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 491.

4) Bei jeder Lösung muss natürlich eine gewisse Desorganisation stattfinden, und es ist schwer zu verstehen, warum Tangl eine weitläufige Discussion darüber nöthig hält, ob die Desorganisation oder die Lösung das primäre sei. Tangl, Das Protoplasma der Erbse. Separatabz. aus Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1877, Bd. 76, Abth. I.

5) Hoppe-Seyler, Physiol. Chemie 1877, p. 84. — Nach Nägeli (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 4. Mai 1878, p. 178) fehlt Nuclein in den Hefezellen.

6) Zeitschrift f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 205.

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 848.

erzogenen Keimpflanzen wurden nach 8 Tagen, resp. 13 Tagen geerntet; an den ersteren hatte das hypocotyle Glied eine Länge von 2—2,5 cm, an den letzteren von 7—9 cm.

	1 100 gr Trockensubstanz d. reifen Samen enthalten gr	2 Die nach 8 Tagen gebliebenen 87,4 gr enthalten gr	3 Differenz 1—2	4 Die nach 13 Tagen gebliebenen 81,7 gr enthalten gr	5 Differenz 2—4	6 Differenz 1—4
Conglutin	43,57	21,40	—22,17	10,25	—11,15	—33,32
Albumin	1,50	3,53	+ 2,03	1,41	— 2,12	— 0,09
Asparagin . . .	0	9,78	+ 9,78	18,22	+ 8,44	+18,22
Amide, Alkaloide und unbestimmbare Stoffe . .	11,66	?		23,97		+12,31

Die Entstehung von Albumin aus einem Casein-Proteinstoff tritt in obiger Tabelle weniger hervor, wurde aber in aus Samen sich entwickelnden Leguminosen von Theile[1] und Knop[2] bemerkt.

Peptone. Diese sind innerhalb der Pflanze bisher von Schulze[3] in Lupinenkeimlingen, und zwar in sehr geringer Menge, nachgewiesen, doch ist eine allgemeinere Verbreitung nicht ausgeschlossen, da speziellere Untersuchungen fehlen. Uebrigens scheinen auch peptonisirende Fermente nicht allgemein in den Pflanzen vorzukommen. Reichlich secernirt werden solche, wie früher mitgetheilt wurde (§ 47), von Spaltpilzen und fleischverdauenden Phanerogamen, ferner wurden dieselben von Gorup-Besanez[4] aus dem Samen von Wicke, Hanf, Flachs und aus gekeimter Gerste dargestellt, jedoch in Lupinensamen und im Mutterkorn vergeblich gesucht. Will[5] und ebenso Krauch[6] konnten dann in keinem der von ihnen benutzten Objekte ein peptonisirendes Ferment nachweisen, u. a. nicht in Maissamen, die von beiden Forschern untersucht wurden, und weiter nicht in den von Krauch geprüften Keimpflanzen des Kürbis, in den ruhenden Knospen und Trieben der Rosskastanie und der Birke, sowie in Zwiebeln und Kartoffeln. Auch in Keimpflanzen der Bohne suchte Will vergeblich nach einem peptonisirenden Fermente, während nach van der Horst[7] ein solches in den Cotyledonen vorhanden sein soll. Ein derartiges Ferment fand ferner Krukenberg[8] in den Plasmodien von Aethalium septicum. Weiter ist ein reichlicheres Vorkommen eines peptonisirenden Fermentes in dem Milchsaft von Carica papaya von Wurtz und Bouchut[9], sowie von Wittmack[10] nachgewiesen worden. Auch im Milchsaft von Ficus carica fand Bouchut[11] ein Fibrin lösendes Ferment. Während das Ferment aus Carica papaya, wie das pankreatische Ferment, auch in alkalischer Lösung peptonisirt, wirkt das Ferment der fleischverdauenden Pflanzen, wie Pepsin, nur in saurer Lösung, und die Fermente aus Samen verhalten sich, soweit sich den Mittheilungen entnehmen lässt, ähnlich. Ebenso ist nach Krukenberg das Ferment von Aethalium nur in saurer Lösung wirksam, und es muss deshalb fraglich bleiben, ob dasselbe in den stets alkalisch oder neutral reagirenden Plasmodien Peptone zu bilden vermag. Ueber die Eigenschaften der Peptone liegen vielfach nicht übereinstimmende Angaben verschiedener Forscher vor, die vielleicht dadurch ent-

1) Jenaische Zeitschrift f. Medicin etc. 1868, p. 280.
2) Versuchsstat. 1860, Bd. 2, p. 88.
3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 10.
4) Berichte d. chem. Ges. 1874, Bd. 7, p. 1478, u. 1875, Bd. 8, p. 1510.
5) Mitgetheilt von Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 78.
6) L. c. 7) Chem. Centralblatt 1878, p. 279.
8) Unters. d. physiol. Instituts in Heidelberg, Bd. II, p. 273.
9) Compt. rend. 1879, Bd. 89, p. 425, u. 1880, Bd. 90, p. 1379.
10) Sitzungsb. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin 19. Febr. 1878.
11) Compt. rend. 1880, Bd. 91, p. 67.

standen, dass Pepton ein Gattungsbegriff für verschiedenartige Produkte ist[1]. Da die Peptone nach einigen Forschern schwierig, nach anderen leicht diosmiren sollen, so lässt sich auch nicht sagen, in wie weit sie ihrer diosmotischen Eigenschaften halber bedeutungsvoll für die Pflanze sind.

Eine tiefere Zerspaltung der Eiweissstoffe bewirkende Fermente konnten nicht aus Pflanzen isolirt werden[2]. Bemerkenswerth ist übrigens, dass die Zerspaltung von Eiweissstoffen durch Säuren und Alkalien gleichfalls Amide, jedoch in einem ganz anderen Mengenverhältniss liefert, als sie in der Pflanze auftreten. Im Tyrosin tritt uns auch der Benzolkern aus den Proteinstoffen entgegen. Harnstoff, welcher das häufigste Produkt der Eiweisszersetzung im thierischen Organismus vorstellt, ist bis dahin in Pflanzen nicht gefunden worden.

Die Ursachen für Ansammlung von Amiden.

§ 60. Da es zur Bildung von Eiweissstoffen aus Amiden der Mitwirkung stickstofffreier, organischer Stoffe bedarf, so werden bei ungenügender Menge dieser die sonst zur Verarbeitung bestimmten Amide in der Pflanze verbleiben und eventuell in erheblicher Menge sich anhäufen. Während unter normalen Verhältnissen von dem beim Keimen so reichlich producirten Asparagin in weiter entwickelten Leguminosenpflanzen endlich nichts mehr zu finden ist, verbleibt das Asparagin massenhaft in Pflanzen, denen mit der Kohlenstoffassimilation die Zufuhr organischer Nahrung abgeschlossen ist[3]. Diese Anhäufung zeigen sowohl die im Dunklen erzogenen, wie die am Licht in kohlesäurefreier Luft erwachsenen Keimpflanzen von Lupinus luteus bis an ihr Lebensende. Durch dieses Verhalten aber konnte ich beweisen[4], dass nicht das Licht als solches, sondern nur der Ausschluss der Kohlenstoffassimilation die Verarbeitung des producirten Asparagins verhinderte. Ein ganz analoges Verhalten bieten ja auch Pilze, welche in einer Nährlösung, die neben Aschenbestandtheilen nur Methylamin oder Aethylamin enthält, nicht gedeihen, während sie unter Verarbeitung dieser Stoffe vortrefflich wachsen, wenn Zucker der Lösung hinzugefügt wird. Unter diesen Umständen kommen Pilze auch ausgezeichnet fort, wenn an Stelle jener Stickstoffverbindungen Asparagin gesetzt wird, während dieses allein wenigstens Schimmelpilze kaum verarbeiten können[5].

Jedenfalls ist mangelhafter Vorrath an disponiblen Nährstoffen auch die Ursache, dass Asparagin in mikrochemisch nachweisbarer Menge in vielen Pflanzen nur dann zu finden ist, wenn diese einige Zeit im Dunklen verweilten. Denn welches hier auch immer die Ursachen der Bildung gewesen sein mögen, das Verschwinden von Asparagin in beleuchteten Pflanzen (Papilionaceen u. a.) lehrt, dass mit der Kohlenstoffassimilation die Bedingungen für eine Ansammlung von Asparagin in bestimmten Entwicklungsstadien nicht gegeben sind, in denen der Abschluss von Licht die Ansammlung von nicht ganz unerheblichen Mengen

---

1) Vgl. hierüber Schmidt-Mülheim, Archiv f. Physiol. von Du Bois-Reymond 1879, p. 39; Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 9.

2) Bei Einwirkung von Pancreas auf Weizenkleie sollen nach Knierim (Chem. Centralblatt 1876, p. 424) Leucin, Glutaminsäure, Asparaginsäure und andere Produkte entstehen.

3) Vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 548.

4) Monatsb. d. Berlin. Akadem. 1873, p. 780. — Die Versuchsanstellung wird durch Fig. 28, p. 191 versinnlicht.

5) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1880, p. 341, 335 u. a.

dieses Körpers veranlasst. Nach Borodin's[1] Untersuchungen scheinen aber alle höheren Pflanzen, ins Dunkle gebracht, Asparagin bilden zu können, wenigstens war solches in den untersuchten Objekten immer nachzuweisen, wenn auch normalerweise Asparagin nicht auftritt, wie z. B. in den Knospen und Trieben von Lonicera tatarica, Syringa, Betula und Alnus[2]. Auch in den verschiedensten Blüthentheilen blieb die Bildung von Asparagin nie aus, ebenso entstand es in den etiolirten Sprossen eines darauf untersuchten Laubmooses (Mnium sp.?). Gewöhnlich wurden die Versuche mit abgeschnittenen Pflanzentheilen gemacht, dass aber nicht das Abschneiden als solches die Ursache der Ansammlung war, zeigen Versuche mit Zweigen von Lonicera und Syringa, deren austreibende Knospen Asparagin auch dann bildeten, wenn sie in Verband mit der Mutterpflanze verdunkelt worden waren.

Der geringere Vorrath an disponiblen Nährstoffen macht es auch leicht verständlich, dass Asparagin im Allgemeinen um so schneller auftrat, je kleiner die abgetrennten Pflanzentheile waren. Solche Versuche, welche Borodin auch mit Knospen ausführte, die nur mit einem winzigen Stammstück in Verband gelassen waren, lehren zugleich, dass das Asparagin nicht zugeleitet wurde, sondern an Ort und Stelle in den austreibenden Organen entstand. Nach diesen Erfahrungen ist es auch leicht begreiflich, warum im Freien bestimmte Theile einer Pflanze nicht immer Asparagin bilden. Doch fand Borodin bei ziemlich vielen Pflanzen in sich entwickelnden Organen, in Laubtrieben und Blüthentheilen, nachweisbare Mengen von Asparagin. Ausser diesem Amide konnte Borodin noch Tyrosin in etiolirten Kartoffeltrieben und in verdunkelten Wickenpflanzen mikrochemisch erkennen[3].

Da nun nach Früherem Amide in vegetirenden Pflanzentheilen nie zu fehlen scheinen, der mikrochemische Nachweis von Asparagin indess nicht überall gelang, so werden spezielle Untersuchungen zu entscheiden haben, ob dieser Körper wirklich fehlte oder seine geringe Menge die Erkennung verhinderte, ob endlich in den verdunkelten Pflanzen gerade Asparagin in verhältnissmässig grosser Menge producirt wird. Uebrigens dürfte mit fortgesetzter Lichtentziehung die Gesammtmenge der Amide wohl immer zunehmen, wie es auch für Papilionaceen direkt erwiesen ist.

Eine solche Ansammlung von Asparagin kann nun durch die Einschränkung des disponibeln stickstofffreien Nährmateriales in zweierlei Weise veranlasst werden. Entweder spielen sich in allen Zellen dauernd Zerspaltungen eiweissartiger Körper ab, in welchen auch das fragliche Amid entsteht, dessen Anhäufung aber durch fortwährende Verarbeitung vermieden wird, oder es fallen erst mit dem Mangel anderen Nährmateriales und als Ersatz für dieses Proteinstoffe einem entsprechend zersetzenden Stoffwechsel anheim. Wo hier die Wahrheit liegt, ist derzeit nicht bestimmt zu entscheiden, am wahrscheinlichsten mag ein Zusammenwirken beider Möglichkeiten dünken. Dass thatsächlich bei

---

1) Bot. Ztg. 1878, p. 801.

2) Makrochemisch wurde von Schulze (Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 25) in zuvor dunkel gehaltenen Zweigen der Birke und der Rosskastanie Asparagin und die gleichzeitige Existenz anderer Amide nachgewiesen.

3) Zur näheren Erkennung der ausgeschiedenen Kryställchen benutzte Borodin die Unlöslichkeit in einer gesättigten Tyrosinlösung.

Mangel stickstofffreier plastischer Stoffe Eiweisskörper in ausgedehnterem Maasse verarbeitet werden können, lehren Pilze, die, mit Eiweiss allein ernährt, aus diesem alle Körperbestandtheile bilden, aber nur eine geringere Menge der gebotenen Proteinstoffe verarbeiten, wenn ihnen neben diesen Zucker oder ein anderer geeigneter Nährstoff geboten ist[1].

Auf der anderen Seite ist eine dauernde Zerspaltung eiweissartiger Moleküle im lebensthätigen Protoplasma nicht zu bezweifeln, jedoch ist nicht bestimmt bekannt, ob die allgemein thätigen und nothwendigen Zertrümmerungen, wie sie u. a. im Athmungsprozess uns entgegentreten, mit einer Bildung von Amiden verknüpft sind. Dieses ist zwar durchaus nicht unwahrscheinlich, jedoch mit dem Auftreten von Asparagin bei Entwicklung von Samen, Knospen u. s. w. unter normalen Bedingungen nicht zweifellos erwiesen, da hier ja auch dem Aufbau von Protoplasmakörpern und der Stoffwanderung dienstbare Metamorphosen in Betracht kommen, und die massenhafte Produktion von Amiden in Papilionaceen lehrt, wie ausgedehnt zu dem Ende Proteinstoffe zertrümmert werden. So wenig wie diese Entstehung von Amiden, kann die allgemeine Verbreitung dieser Körper in vegetirenden Pflanzen für sich allein ein entscheidendes Argument abgeben. Vielleicht gestattet schon ein quantitativer Vergleich der mit und ohne Mangel an Nahrmaterial auftretenden Produkte ein Urtheil darüber, ob in der hungernden Pflanze Organeiweiss als vicarirender Nährstoff in Zersetzungen gerissen wird, denen es sonst nicht anheimgefallen wäre. Borodin hält eine solche Entstehung von Amiden für unwahrscheinlich, vermochte indess entscheidende Gründe nicht anzuführen.

Mit den mitgetheilten Thatsachen ist die Nothwendigkeit von stickstofffreien plastischen Stoffen zur Regeneration von Eiweissstoffen aus Amiden empirisch erwiesen. Allgemein freilich ist ein solches Zusammenwirken nicht nöthig, da u. a. mit Asparagin als einziger organischer Nahrung Schimmelpilze kaum, Spaltpilze ganz gut gedeihen können, letztere aber mit Methylamin und Aethylamin ebenfalls nur bei Gegenwart anderer Nährstoffe fortkommen[2].

Wenn Schulze[3] an der trotz Existenz stickstofffreier plastischer Körper fortschreitenden Asparaginbildung in Lupinenkeimpflanzen Anstoss nimmt, so verkennt er die in allen physiologischen Funktionen maassgebenden spezifischen Befähigungen. Die Zellen, in welchen Eiweissstoffe zertrümmert werden, müssen ja mit der Aufgabe, solche zu regeneriren, nicht vertraut sein, eine Fähigkeit, die entschieden dem Meristemgewebe jugendlicher Organe zukommt, in denen auch die zuwandernden plastischen Stoffe, Asparagin und Kohlehydrate verarbeitet werden. Das Zusammenvorkommen dieser Körper innerhalb der Pflanze ist ja an sich nicht wunderbarer, als das Zusammenvorkommen anderer Stoffe, welche unter bestimmten Umständen oder an bestimmten Orten im Stoffwechsel zusammengreifen. Fällt solche Verarbeitung in der Oekonomie der Pflanze einer Zelle nicht zu, so brauchen solche Körper durchaus nicht räumlich getrennt zu sein, um sich indifferent zu verhalten, und so können auch Asparagin und Glycose, wie das bei Lupinus für bestimmte Zellen thatsächlich zutrifft, in gemeinschaftlicher Lösung vereint sein. Natürlich kann auch gelegentlich ein Körper vor Verarbeitung geschützt werden, indem er in einer hierzu ungeeigneten Form sich findet, oder eine räumliche Trennung besteht, die übrigens innerhalb des gegliederten Organismus einer einzelnen Zelle möglich ist. Bedenken, welche hinsichtlich der trotz Beleuchtung fortdauernden Asparaginbildung Schulze früher äusserte, hat dieser in jüngeren Publikationen fallen gelassen. Bei richtiger Erwägung der maassgebenden Verhältnisse

1) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Mai 1879, p. 290.
2) Nägeli, Ebenda 5. Juli 1880, p. 311 u. 335.
3) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 52.

kann es ja auch nicht Wunder nehmen, dass die Anhäufung von Amiden zunächst im Wesentlichen wie im Dunklen fortschreitet, wenn auch zu den plastischen Stoffen des Reservematerials noch Produkte der Kohlenstoffassimilation treten [1]. Obgleich die Asparaginbildung an sich unabhängig von Beleuchtung vor sich geht, so ist doch nicht ausgeschlossen, dass jene im Licht ein wenig anders verläuft, da Wachsthum oder andere Vorgänge, welche im Dunklen modificirt werden, eine Rückwirkung auf den Eiweissumsatz geltend machen können.

Eine durchaus nicht gerechtfertigte Voraussetzung macht Schulze [2], indem er annimmt, die Eiweisszersetzung in der Pflanze müsse die Amide in einem gleichen Verhältniss liefern, wie die Zerspaltung durch gewisse chemische Agentien. Eine solche Uebereinstimmung kann man wahrlich nicht ohne weiteres fordern, wenn sogar schon zahlreiche Erfahrungen der Chemie lehren, dass bei verschiedenen Operationen die Zersetzungsprodukte desselben Körpers ungleich ausfallen. Der Pflanze, welche nachweislich die Fähigkeit hat, die im Eiweiss vereinigten Molekulkomplexe aus den verschiedensten Nährstoffen zu formiren, kann auch die Fähigkeit nicht abgesprochen werden, diese Molekulkomplexe wieder beim Zerfall der Eiweisskörper in verschiedener und für den Organismus spezifischer Weise zu zertrümmern. Mit obiger Voraussetzung fällt aber auch die von Schulze für die Anhäufung von Asparagin nöthig gehaltene Erklärung, nach der dieser Körper bei der Eiweisszerspaltung zwar nur in relativ geringer Menge entsteht, indess mit der fortdauernden Zersetzung von Proteinstoffen sich ansammelt, weil das Asparagin schwieriger verarbeitet wird, als andere Amide. Diese Annahme fordert übrigens spezifisch verschiedene Befähigungen, da, wie mitgetheilt wurde, die Amide in ganz ungleichen Verhältnissen auftreten, und in Pilzen Asparagin vielleicht immer fehlt. Wenn wir einer solchen Hypothese auf Grund der Thatsachen eine Berechtigung nicht zuerkennen können, so wird damit doch keineswegs das Faktum bestritten, dass verschiedene Stoffe ungleich leicht im Organismus verarbeitet werden. In dem Sinne, wie von einer Vertretung stickstofffreier Stoffe, müssen wir auf Grund der empirischen Erfahrungen auch von einer Vertretung plastischer Stickstoffmaterialien, im Speziellen auch der Amide, sprechen, die gelegentlich auch in verschiedenen Individuen derselben Art in wechselnden Verhältnissen sich finden [3].

Historisches. Erst in jüngerer Zeit hat sich allmählich die Erkenntniss entwickelt, dass in der Pflanze die organischen Stickstoffverbindungen, insbesondere auch die Eiweissstoffe, mannigfache und z. Th. tief eingreifende Metamorphosen im Dienste physiologischer Funktionen mindestens ebenso reichlich erfahren, als stickstofffreie plastische Materialien. Eine solche Auffassung kann man auch nicht Liebig [4] zuschreiben, der freilich Stickstoffverbindungen im Allgemeinen als etwa fermentähnlich vermittelnde Ursachen mannigfacher Stoffumwandlungen ansprach. Auf tiefgreifende, mit Bildung von krystallisirenden Stickstoffverbindungen verknüpfte Zersetzungen von Eiweissstoffen wurde dann von Hartig [5] hingewiesen, und seine Beobachtungen würden tiefer in die Entwicklung unseres Themas eingegriffen haben, wenn nicht das richtig Gesehene in seinen Lehren über die Eiweisskörper in der Pflanze, ebenso wie in anderen Fällen, mit dem Verfasser eigenthümlichen und zum guten Theil irrigen Anschauungen durchwebt wäre. Nachdem ich (1872) dann für spezielle Fälle die physiologische Bedeutung tiefgreifender Zersetzung von Eiweissstoffen dargethan hatte, wurde weiterhin von verschiedenen Forschern, so von Schulze, Borodin u. A., der Eiweissumsatz in der Pflanze weiter verfolgt [6]. Auch der noch näher zu behandelnde Athmungsprozess spielt sich offenbar unter fortdauerndem Umsatz stickstoffhaltiger Körper ab.

1) Aeltere Literatur über Asparaginbildung im Licht und im Dunklen habe ich in Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 557 angeführt. Weitere Versuche finden sich bei: Cossa, Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 182; Sachsse, ebenda 1874, Bd. 17, p. 88; Sabanin u. Laskovsky, ebenda 1875, Bd. 18, p. 405; Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 40.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 28; Bot. Ztg. 1879, p. 213.

3) Vgl. hierzu Schulze l. c., p. 34 Anmerkg.

4) Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. s. w. 1840, p. 220; vgl. auch p. 64.

5) Entwicklungsgesch. d. Pflanzenkeims 1858, p. 126.

6) Die frühere Auffassung ist z. B. gekennzeichnet in Mayer's Agrikulturchemie 1871, I. Aufl., Bd. I, p. 214.

Anderweitige Stoffwechselprodukte.

§ 61. In Folgendem soll eine kurze Uebersicht über das gegeben werden, was hinsichtlich Entstehung und Bedeutung im Stoffwechsel über solche Körper oder Stoffgruppen bekannt ist, die bei Behandlung der Metamorphosen des plastischen Materiales keine Berücksichtigung finden konnten. Bei der mangelhaften Einsicht in die Prozesse, welchen diese Körper entspringen, muss im Allgemeinen unentschieden bleiben, ob sie Nebenprodukte anderer Metamorphosen sind oder als Ziel und Hauptprodukte gewisser Prozesse auftreten.

Gummi und Pflanzenschleime.

Diese im Pflanzenreich verbreiteten Kohlehydrate scheinen sich vielfach als Excrete zu verhalten, doch gilt dieses nicht allgemein, da nach Frank[1] beim Austreiben der Knollen von Orchideen der schleimige Inhalt gewisser Zellen endlich so gut verschwindet, wie die Stärke aus den umgebenden Zellen. Gummi und Schleime entstehen nicht nur durch Metamorphose von Zellhaut (§ 58), sondern auch aus Stärke und vermuthlich auch aus gelösten Kohlehydraten. Nach den Beobachtungen von Frank (l. c.) und Prillieux[2] kann Schleim in derselben Zelle gleichzeitig aus Stärke und aus Zellhaut hervorgehen, während in anderen Pflanzen eine Zellhautmetamorphose keinen Beitrag liefert. Das ist nach Frank auch der Fall in den Knollen der Orchis, in denen Schleim aus löslichen Kohlehydraten entstehen dürfte, da die schleimführenden Zellen während ihrer Ausbildung stärkefrei bleiben, in den umgebenden Zellen sich übrigens Stärke ansammelt. Die Bedeutung des Schleimes im Innern von Zellen dürfte wohl in der Anhäufung von wasseranziehenden Stoffen nicht allein zu suchen sein. Einleuchtender ist der biologische Zweck, welchen die Verschleimung der Epidermis mancher Samen hat.

Organische Säuren.

Wohl keiner Pflanze fehlt irgend eine organische Säure, und einige dieser sind sehr verbreitet. Es gilt dieses insbesondere für Oxalsäure, dann für Aepfelsäure und Citronensäure, doch mögen auch Weinsäure, Ameisensäure, Essigsäure u. a. viel häufiger vorkommen, als es nach den bisherigen Erfahrungen scheint. So allgemein wie Fette finden sich in Pflanzen auch höhere Glieder der Fettsäurereihe, die wir indess hier nicht mehr zu berücksichtigen brauchen. Die fraglichen Säuren sind zum guten Theil an Basen gebunden, kommen jedoch im freien Zustand vor. Das zeigen u. a. die sauren Secrete fleischverdauender Pflanzen (§ 47), die lösenden Wirkungen von Wurzeln auf ihr Substrat (§ 13), die oft reichliche Produktion organischer Säuren in vielen Spaltpilzgährungen, ferner die oft saure Reaktion des Zellsaftes (§ 62). Von den Salzen der genannten Säuren scheint in der Pflanze in unlöslicher Form nur Calciumoxalat vorzukommen, dessen Krystalle allerdings ungemein verbreitet,

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 181.
2) Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 192.

im Zellsaft und Protoplasma, zuweilen auch in der Zellhaut sich finden, jedoch nicht gerade in jeder Pflanze vorhanden sein müssen [1]). Uebrigens können auch lösliche Oxalate in Pflanzen in reichlicher Menge sich finden, wie z. B. in Sauerampfer und Sauerklee.

Während mit Oxalsäure und Ameisensäure Pilze nicht ernährt werden können, geben die Aepfelsäure und die anderen oben genannten Säuren eine gute Nahrung ab [2]). Hiernach würden in höheren Pflanzen Oxalsäure und Ameisensäure wohl schwerlich als plastisches Material nutzbar sein können, ob die anderen organischen Säuren in diesem Sinne häufig oder vereinzelt Verwendung finden, ist leider noch eine offene Frage. Unentschieden ist auch noch, ob die freie Säure in reifenden Früchten in Folge einer Verarbeitung oder einfach durch Neutralisation abnimmt (§ 66), doch scheinen wenigstens gewisse Metamorphosen vorzugehen, da nach Erlenmeyer [3]) nur in unreifen, nicht in reifen Weintrauben Glycolsäure vorkommt. Auf die Abnahme von Säuren in keimenden Lupinen, wie sie die von Schulze [4]) mitgetheilten Tabellen zeigen, ist kaum Werth zu legen, da auf Bestimmung gerader dieser Körper keine besondere Aufmerksamkeit verwandt wurde. Warum in gewissen Pflanzen organische Säuren im Sonnenlicht verschwinden, musste noch fraglich gelassen werden (§ 39).

Aus der Lösung von Calciumoxalat folgt natürlich noch nicht eine Verarbeitung der Oxalsäure. Eine Auflösung von Calciumoxalat beobachtete Frank [5]) in den ausgewachsenen Schleimzellen im Innern der Knollen von Orchideen, und Sorauer [6]) fand, dass die während der Ausbildung reichlich in Kartoffelknollen sich einfindenden Krystalle von oxalsaurem Calcium mit der Reife schwinden. Nach Aë [7]) soll Lösung von Calciumoxalat beim Entleeren von Blättern, beim Austreiben von Knospen und beim Keimen von Samen häufiger vorkommen. Doch ist in sehr vielen Fällen das Verbleiben der Krystalle an dem Orte ihrer Entstehung gewiss und die Angaben Aë's scheinen kritischer Prüfung bedürftig zu sein. Wenn es sich übrigens nur um eine Lösung handeln sollte, so würde es doch jedenfalls von Interesse sein zu erfahren, ob diese durch freie anorganische Säuren, Doppelzersetzungen oder andere Ursachen erzielt wird.

Als Mittel, Basen zu neutralisiren [8]), fällt den Säuren jedenfalls eine Rolle im Stoffwechsel zu, mag nun das Primäre die Produktion der Säure sein, oder

---

1) So fehlt Calciumoxalat der Maispflanze nach de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 916.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 283.

3) Cit. in Liebig, Die Chemie in Anwend. auf Agrikultur etc., 1876, 9. Aufl., p. 30 Anmkg.

4) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 848.

5) Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—67, Bd. 5, p. 181.

6) Annal. d. Landwirthschaft 1868, Bd. 52, p. 156; de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 648.

7) Flora 1869, p. 183. — Spuren von Lösung fand ich an Krystallen von Calciumoxalat in den Samenlappen keimender Lupinen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 572). Auch nach van der Ploeg scheint hier und da Lösung des fraglichen Körpers vorzukommen, soweit ich aus einem Referate im Chem. Centralblatt 1880, p. 72 entnehmen kann.

8) Auf die Wechselbeziehungen zwischen organischen Säuren und anorganischen Basen wurde von Liebig hingewiesen (Die Chemie in ihrer Anwendg. auf Agrikultur etc. 1840, p. 86.

diese in anderen Fällen sich bilden, weil die Prozesse, in denen Basen disponibel werden, zugleich selbstregulirend sind, indem sie Veranlassung zu Entstehung von Säuren geben. Da gewisse Salzlösungen in Wasserkulturen alkalisch werden (§ 12), so ist damit der unter Umständen im Verhältniss zu den Basen überwiegende Verbrauch von anorganischen Säuren dargethan. Die organischen Säuren dürften aber allgemein nicht nur durch Sättigung von Basen nachtheilige Folgen für die Pflanze vermeiden, sondern auch wesentlich mitwirken, dass die in Salzen gebundenen anorganischen Säuren für Verwendung im Organismus disponibel werden. Solches könnte sogar durch direktes Freimachen von anorganischen Säuren erreicht werden, denn wenn zunächst auch eine noch so kleine Menge durch freie organische Säuren ausgetrieben wird, so vermag damit doch eine endlich vollkommene Zersetzung eines Salzes erreicht zu werden, wenn die freiwerdende Säure fortwährend verarbeitet wird. Aus jedem anorganischen Salze dürfte aber wohl ein Minimum von Säure durch eine organische Säure in Freiheit gesetzt werden; eine partielle Austreibung von Salpetersäure bei Einwirkung von Oxalsäure auf Salpeter ist übrigens durch Emmerling[1] nachgewiesen.

Bereits C. Sprengel[2] sprach die organischen Säuren als ein Mittel an, um die Verarbeitung der in Salzen in die Pflanze eingeführten Salpetersäure und Schwefelsäure zu gestatten. Dass in diesem Sinne die Oxalsäure bei der Eiweissbildung in der Pflanze wirksam sei, suchte Holzner[3] wahrscheinlich zu machen, der damit also nur einen speziellen Fall ins Auge fasste. Auch muss ja nicht nur die Oxalsäure in solcher Weise wirken, der freilich zu Gute kommt, dass sie eine stärkere Säure ist und mit Kalk ein sich unlöslich abscheidendes Salz bildet. Allerdings ist immer noch fraglich, ob zu solchem Zwecke freie organische Säuren eine ausgedehntere Rolle spielen, da nicht alle Pflanzensäfte sauer reagiren. Wie dem aber auch sei, die organischen Säuren werden immer die Bedeutung behalten, mit den im Stoffwechsel disponibel werdenden Basen sich zu vereinigen. In diesem Sinne funktioniren aber organische Säuren, speziell auch die Oxalsäure, sicher nicht allein bei Synthese von Eiweissstoffen. Denn entsteht auch Calciumoxalat in Organen, in welchen Eiweissstoffe gebildet werden, so tritt es doch auch häufig in Zellen auf, in denen eine solche Bildung und sicher eine Synthese unter Verwendung anorganischer Stickstoffverbindungen nicht stattfindet. Ich erinnere nur daran, dass Krystalle von oxalsaurem Calcium nicht selten bei Entleerung von Reservestoffen in Samenlappen u. s. w. auftreten.

Offenbar sind die, bestimmten Zwecken[4] dienenden, organischen Säuren nicht nur nebensächliche Produkte eines anderen Zielen zustrebenden Stoffwechsels, doch mag wohl auch speziell die Oxalsäure häufiger in analogem Sinne wie Kohlensäure ein Nebenprodukt bei Zerspaltungen und Verbrennungen sein. Bestimmte Prozesse, in denen Oxalsäure allgemeiner und vorwiegend auftritt, lassen sich zur Zeit nicht angeben. Das häufige Zusammenvorkommen von Schleim und Raphiden[5], das ziemlich verbreitete Auftreten von krystallführenden Zell-

1) Bericht d. chem. Gesellschaft 1872, p. 780. Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 163.
2) Die Lehre vom Dünger 1839, p. 62. 3) Flora 1867, p. 520.
4) Auch die relativ hohe osmotische Leistung der Salze zählt hierher, vgl. § 11.
5) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 146.

reihen im Siebtheil der Gefässbündel[1]), die nicht selten geringere Grösse oder besondere Form der Zellen, welche grössere Krystalle von Calciumoxalat führen, und andere Vorkommnisse sind alles Thatsachen, die in genetischer Beziehung zunächst noch eine mehrseitige Deutung zulassen. Wenigstens Calciumoxalat tritt in verschiedenen Pflanzen bei analogen Prozessen in Masse oder in geringer Menge oder gar nicht auf und ist auch in denselben Organen einer Art in individuell verschiedener Menge zu finden[2]).

In gewissen Fällen scheinen im Dunklen organische Säuren reichlicher als am Licht zu entstehen (§ 39), doch ist speziell für Calciumoxalat ein Unterschied zwischen den am Licht und im Dunklen gehaltenen Pflanzen nicht bekannt. Auf die Form der Krystalle von oxalsaurem Calcium haben augenscheinlich die während der Bildungszeit herrschenden Verhältnisse einen Einfluss, und auf diese wird umgekehrt die Beachtung der Form Rückschlüsse gestatten. Wenigstens lassen sich auch ausserhalb des Organismus, je nach den Bedingungen, Krystalle mit 2 oder 6 Aequivalenten Wasser erhalten[3]), und nach Vesque[4]) ausserdem verschiedene Gestalten, wie sie auch in der Pflanze vorkommen, bei Benutzung verschieden zusammengesetzter Lösungen gewinnen.

Gerbsäuren.

Zumeist scheinen einmal gebildete Gerbsäuren nicht weiter in den Stoffwechsel gezogen zu werden, doch gibt Schell[5]) bestimmt an, dass in manchen Fällen Gerbsäure verschwindet oder wenigstens vermindert wird, und auch von Wigand[6]) wurde Gerbsäure als plastisches Material angesprochen. Nach Schell entsteht u. a. beim Keimen der ölhaltigen Samen von Cynoglossum officinale, Anchusa officinalis, Echium vulgare neben Stärke reichlich Gerbstoff, welcher weiterhin nur noch in Spuren in der Keimpflanze zurückbleibt. Ferner findet unser Autor in Zweigen von Pinus sylvestris, Larix europaea, Ribes grossularia im Winter reichlich Gerbsäure, die mit der Weiterentwicklung erheblich abnimmt. Insbesondere sollen Gerbsäuren dann verarbeitet werden, wenn plastische, stickstofffreie Nährstoffe fehlen oder in geringer Menge vorhanden sind[7]). Dagegen funktioniren eisengrünende wie eisenbläuende Gerbsäure sowohl als

1) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 148 u. 544.

2) Als Beispiel vgl. die Beobachtungen an Kleeblättern von de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 917.

3) E. Schmidt, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1856, Bd. 97, p. 225; Holzner, Flora 1864, p. 557.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 300.

5) Bot. Jahresb. 1875, p. 872.

6) Bot. Ztg. 1862, p. 122. — Ueber Vorkommen der Gerbsäure vgl. ausser Wigand's u. Schell's Abhandlungen: Sanio, Bot. Ztg. 1863, p. 17; Treml, Compt. rend. 1865 u. folgende Jahrgänge; Petzold, Ueber Vertheilung d. Gerbstoffs in Holzgewächsen, Halle 1876; de Bary, Anatomie, p. 160 u. 451.

7) Von Sachs (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 25 u. 62), ebenso von Schröder (Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 118) wurde eine Verarbeitung von Gerbsäure in den untersuchten Pflanzen nicht beobachtet. Dulk (Versuchsstat. 1875, Bd. 17, p. 192) fand in Buchenblättern bei quantitativer Bestimmung eine Zunahme der Gerbsäure bei der herbstlichen Entleerung der Blätter. Aus den quantitativen Bestimmungen Stöckhardt's (Jahrb. f. Agrikulturchem. 1864, p. 80) ist nichts Bestimmtes zu entnehmen.

plastisches Material wie auch als Excret, auch können diese verschiedenen Gerbstoffe gleichzeitig in der Pflanze sich finden[1]).

Wenn darnach gelegentlich die Gerbsäure verarbeitet wird, welche, beiläufig bemerkt, ein besonders günstiger Nährstoff für Pilze nicht ist[2], so dürften derselben doch noch andere unerkannte Funktionen in der Pflanze zufallen. Denn so erhebliche Mengen von Gerbsäure, wie sie in vielen Pflanzen sich finden, mögen doch wohl eher einem auf die Bildung jener abzielenden Stoffwechsel entstammen, als nur beiläufige und ferner nutzlose Nebenprodukte sein[3]. Ob es vielleicht eine Bedeutung für den Stoffwechsel hat, dass in den Pflanzen die Gerbstoffe wohl immer als leicht zerlegbare Glycoside vorkommen, lässt sich nicht beurtheilen, eine Spaltung in Gallussäure und Glycose, wie sie nach Müntz[4] die Gallusgerbsäure durch Schimmelpilze erfährt, scheint innerhalb des Organismus eine Rolle nicht zu spielen, da Gallussäure in Pflanzen nicht verbreitet sein soll. Eine Entstehung von Farbstoffen aus Gerbsäure ist in keinem Falle wirklich sichergestellt, in manchen Fällen aber sicher nicht zutreffend[5]).

Bemerkenswerth ist, dass in lebenden Zellen Gerbsäurelösungen vielfach tropfenförmige Gebilde vorstellen, die durch eine Niederschlagsmembran von dem übrigen Zellinhalt separirt sind[6]. Mit dem Tode der Zellen wird dann die Gerbsäure in der Zellwand und, wo Plasmareste bleiben, wohl sicher auch in diesen aufgespeichert[7]. In diesen todten Elementarorganen mag aber die Gerbsäure immerhin unter dem Einfluss von Sauerstoff noch weitere Veränderungen erfahren, die möglicherweise auch zur Bildung harzartiger Produkte führen.

Glycoside.

Von anderen Glycosiden ist keines so verbreitet im Pflanzenreich wie die Gerbsäure, indem die meisten nur in gewissen Pflanzen vorkommen. Zudem finden sich diese Glycoside zumeist nur in geringer Menge vor, doch können manche, wie u. a. Berberin, Glycirrhizin, Hesperidin, sich in bestimmten Pflanzen oder Pflanzentheilen in grösseren Quantitäten ansammeln. Welche Rolle die Glycoside im Stoffwechsel oder in anderen physiologischen Funktionen spielen, ist unbekannt. Das Hesperidin der Apfelsinen scheint eine weitere Verarbeitung nicht zu erfahren[8], und so mag es wohl mit den meisten Glycosiden bestellt sein. Dagegen wird das myronsaure Kali beim Keimen des Senfsamens unter Bildung von Senföl gespalten[9], und die Folge einer Spaltung mag es wohl auch sein, wenn, wie Neubauer fand, in jungen Rebenblättern Quercitrin, in älteren

1) Vgl. auch Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 492. — Wagner (Journal f. prakt. Chem. 1866, Bd. 99, p. 294) sucht eine physiologische und eine pathologische Gerbsäure zu unterscheiden.

2) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 339.

3) Vielleicht tritt bei Zersetzung von Proteinstoffen der in diesen enthaltene Benzolkern in Gerbsäure, Phloroglucin, Brenzkatechin u. s. w. in der Pflanze auf.

4) Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 956.

5) Vgl. Wigand, l. c., und Schell, l. c.; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop, p. 492.

6) Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, p. 491; Pfeffer, Physiol. Unters. 1873, p. 12.

7) Wigand, Bot. Ztg. 1862, p. 121; vgl. auch Müntz, l. c.

8) Pfeffer, Bot. Ztg. 1874, p. 481.

9) Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 14.

daneben Quercitin sich einfand. Ob Zerlegungen in lebendigen Zellen ausgedehnter vorkommen, ist noch unbekannt, auch muss es dahin gestellt bleiben, ob die schon in frischen Wurzeln von Manihot utilissima angeblich fertig gebildete Blausäure [1]) aus Amygdalin [2]) entstammt.

Dass übrigens in der lebenden Zelle vielfach die Spaltungen nicht eintreten, welche mit dem Tode zur Geltung kommen, lehren u. a. Isatis tinctoria und die Krappwurzel, deren farblose Glycoside Indican, resp. Ruberythrinsäure, mit der Zersetzung Indigo, resp. Alizarin liefern, die durch ihre Farbe sich bemerklich machen. Die Vermuthung Rochleder's [3]), es möchten allgemein in der Pflanze die Kohlehydrate aus Glycosiden durch Spaltung hervorgehen, wird durch die Thatsachen in keiner Weise gestützt, muss vielmehr als eine in solcher Allgemeinheit nicht zutreffende Hypothese zurückgewiesen werden.

Wie es kommt, dass z. B. in Mandeln oder Senfsamen die Fermente Emulsin, resp. Myrosin, ohne Wirkung auf Amygdalin, resp. myronsaures Kali bleiben, ist noch nicht aufgeklärt. Thomé's [4]) Annahme, das Amygdalin sei in den parenchymatischen Zellen der Samenlappen, das Emulsin in Gefässbündelelementen enthalten, dürfte wohl nicht zutreffen. Wenn eine räumliche Trennung maassgebend ist, möchte vielleicht das Amygdalin im Zellsaft, das Emulsin im Protoplasma zu suchen sein.

Pektinstoffe.

Obgleich diese Stoffe vielleicht in keiner Pflanze fehlen, so ist doch sowohl ihre Entstehung, als auch ihre Bedeutung im Organismus ganz unaufgeklärt. Aus einer Metamorphose der Zellhaut haben zwar Fremy [5]), Kabsch [6]), Vogl [7]), Wiesner [8]) den Ursprung der Pektinstoffe ganz oder theilweise abzuleiten gesucht, doch ist eine solche Annahme ebensowenig erwiesen, wie die Ansicht Payen's [9]), es sei eine Pektinverbindung in der Zellhaut vorhanden. Die Beobachtungen an reifen Früchten lehren vielmehr, wie Nägeli und Schwendener [10]) zeigten, dass in diesen die Pektinstoffe jedenfalls nicht einer Umwandlung von Zellhaut entstammen. Die auf chemische Operationen gestützten Auffassungen Fremy's hinsichtlich des genetischen Zusammenhangs der Pektinstoffe stehen auf zu schwachen Füssen, um sie hier zu reproduciren. Nach einer Beobachtung Chodnew's [1]) würden die Pektinstoffe als plastisches Material in Betracht kommen, da deren Vorrath in Birnen unter Zunahme von Zucker auf ein sehr geringes Maass zurückgegangen sein soll.

---

1) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 45; Flückiger, Pharmakognosie 1867, p. 673.

2) Eine bestimmte physiologische Funktion des Amygdalins wird durch die Beobachtungen von Wicke (Annal. d. Chem. u. Pharm. 1851, Bd. 79, p. 79, u. 1852, Bd. 81, p. 241) und Portes (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 1401) nicht gekennzeichnet.

3) L. c., p. 328. 4) Bot. Ztg. 1865, p. 240.

5) Annal. d. chim. et de phys. 1848, III sér., Bd. 24, p. 9.

6) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 368.

7) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1863, Bd. 48, p. 689.

8) Ebenda, 1865, Bd. 50, 2. Abth., p. 442.

9) Mémoir. prés. p. div. savants 1846, Bd. 9, p. 150.

10) Mikroskop 1877, II. Aufl., p. 507.

11) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1844, Bd. 51, p. 392.

Anderweitige Pflanzenstoffe.

Harze und ätherische Oele scheinen im Allgemeinen Stoffe zu sein, die, einmal gebildet, in den Stoffwechsel nicht mehr gezogen werden, es sei denn, dass in Milchsäften (§ 63) auch diese Körper plastisch verwendbares Material vorstellen. Der Ursprung dieser Körper führt sich hier und da auf Metamorphose von Zellwänden, ausserdem und wohl zumeist auf andere Stoffwechselprozesse zurück[1]. Nach dem Tode der Zellen, überhaupt ausserhalb des lebendigen Organismus, erfahren dann die gebildeten Körper nicht selten Veränderungen, insbesondere Oxydationen, die z. B. aus ätherischen Oelen harzartige Körper, aus dem im Kampherbaum vorkommenden Oel Kampher bilden[2]. — Auch Wachsarten scheinen, soweit sie wenigstens in Zellhäuten vorkommen, dem Stoffwechsel entzogen zu sein. Ueber die Bedeutung des anscheinend im Pflanzenreich ziemlich verbreiteten, öfters mit Fetten verwechselten Cholesterin's[3] ist nichts bekannt.

Ueber die Bedeutung der Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanzen lässt sich gar nichts sagen. Nach den vielfachen Bestimmungen des Solanins in Kartoffeln scheint dieser Körper in den aus Knollen entwickelten Trieben zuzunehmen, um vielleicht späterhin in der Pflanze sich zu vermindern[4]. Nach verschiedenen Erfahrungen, so bei der Cultur der Cinchona-Arten, dürfte nach äusseren Einflüssen die Quantität der sich bildenden Alkaloide gewissen Schwankungen unterliegen. Ob es dabei bis zum gänzlichen Fehlen eines Alkaloides kommen kann, muss dahingestellt bleiben, denn die Angabe, der Schierling enthalte in Schottland kein Coniin[5], ist wohl der Prüfung bedürftig.

Farbstoffe. Mit Uebergehung anderer Körper, von denen eben nicht mehr als die Existenz in der Pflanze bekannt ist, sollen hier nur noch einige Bemerkungen über Körper gegeben werden, welche auffallen, indem sie Pflanzentheile färben. Sehen wir ab von dem Chlorophyll, einem Bestandtheil des physiologisch wichtigen Chlorophyllapparates, so sind für andere Farbstoffe keine bestimmten Beziehungen zum Stoffwechsel der Pflanze bekannt[6]. Nicht wenige Farbstoffe können wir aber als nicht unbedingt nothwendige Produkte bezeichnen, da nicht selten an Pflanzen, insbesondere an Blüthen, der Species normalerweise eigenthümliche Färbungen ohne Nachtheil fehlen oder abweichende Färbungen sich einstellen.

Auf die morphologischen Verhältnisse des Vorkommens und der Bildung

---

1) Das Bekannte findet sich im Wesentlichen in de Bary's Anatomie 1877, p. 72, 152, 210, 559. — Zu erforschen bleibt auch noch, ob und durch welche Verhältnisse der ja zum guten Theil von ätherischen Oelen herrührende Geruch in Folge von Beleuchtung gesteigert wird, wie das für manche Pflanzen angegeben ist. Lit.: Treviranus, Physiolog. Bd. I, p. 93; de Candolle, Physiolog. Bd. II, p. 764; Sullivan, Annal. d. scienc. naturell. 1858, IV ser., Bd. 9, p. 290.

2) Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873, p. 235.

3) Vgl. Hoppe-Seyler, Physiol. Chem. 1877, p. 81.

4) Vgl. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 243.

5) Rochleder, Phytochemie 1854, p. 344.

6) Den Spekulationen von C. Kraus (Flora 1873, p. 316, u. 1875, p. 489) fehlt der Boden physiologischer Thatsachen.

der Farbstoffe gehen wir hier nicht ein[1]. Bekanntlich sind die Farbstoffe theilweise gelöst und finden sich dann fast immer im Zellsaft oder, so namentlich im Protoplasma, an Farbstoffkörper gebunden, oder der Zellhaut eingelagert. In letzterem Falle nimmt die Haut der Regel nach erst mit dem Tode der Zelle eine Färbung an, indem die präformirten Farbstoffe oder farbstoffbildende Körper (Chromogene), welche zuvor in der Zelle gelöst waren, in der Wandung aufgespeichert werden. Farbstoffkörper sind in bestimmten Fällen Degradationsprodukte der Chlorophyllkörper, für andere Farbstoffkörper, ebenso für die gelösten Farbstoffe, lassen sich die den Farbstoff liefernden Metamorphosen nicht näher kennzeichnen. Dass der vermeintliche genetische Zusammenhang mit Gerbstoff keineswegs erwiesen ist, wurde schon früher bemerkt.

Auf die Ausbildung mancher Farbstoffe haben äussere Verhältnisse einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluss. Zwar nehmen im Dunklen, wie namentlich durch Sachs[2] und Askenasy[3] festgestellt wurde, viele Blüthen (soweit es sich nicht um Chlorophyllfärbung handelt) ihre normale Färbung an, wie Tulipa Gesneriana, Scilla campanulata, Pulmonaria officinalis. Dieses trifft indess nach Askenasy's Erfahrungen nicht allgemein zu, denn z. B. blaublühende Hyacinthen, ebenso Antirrhinum majus zeigten viel blassere Blüthen, wenn sie bei Lichtabschluss erzogen waren, und die dunkelvioletten Blüthen von Prunella grandiflora fielen bis auf einen schwach blauen Fleck an der Basis der Oberlippe weiss aus. Da Askenasy, als er abgeschnittene, in Wasser gestellte Blüthenstände von Antirrhinum im Licht hielt, ein zunehmendes Abblassen der sich allmählich entfaltenden Blüthen fand, so dürfte wohl ein Nährstoffmangel hier die indirekte Ursache der geringeren Farbstoffausbildung im Dunklen sein.

In anderen Fällen muss aber Licht in anderer, wenn auch in noch so indirekter Weise in denjenigen Stoffwechsel eingreifen, welchem Farbstoffe entspringen. Denn von einem Nährstoffmangel kann nicht die Rede sein bei Pfirsichen, Birnen und andern Früchten, deren besonnte Seite rothe Backen ausbildet[4], die indess, wie Senebier fand, da nicht entstehen, wo die Sonnenwirkung durch Staniolstreifen abgehalten wird. Ein schönes Beispiel für Ausbildung eines rothen Farbstoffes durch Beleuchtung ist Azolla caroliniana, die ich selbst in starkem, diffusem Licht eine grüne Farbe bewahren sah, während an sonnigen Standorten eine braunrothe Färbung eintrat. Auch die von Weretennikow bemerkte, von Schell[5] bestätigte Röthung der etiolirten Keimlinge einiger Pflanzen mag ein hierher zählendes Beispiel vorstellen. Weiter hat Mohl an Cactus, Aloe und an verschiedenen anderen Pflanzen eine rothe Färbung durch Beleuchtung constatirt. In diesen Fällen wird offenbar erst durch eine Beleuchtung von hoher Intensität Farbstoffbildung eingeleitet, doch besteht deshalb kein durchgreifender Unterschied gegenüber den Blättern zahlreicher Pflanzen, welche im Herbst eine rothe Färbung annehmen und theilweise hierzu der Beleuchtung bedürfen. Hier treten eben im Herbste in der Pflanze die Dispositionen ein,

---

1) Vgl. Hildebrand, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 59, u. Die Farben der Blüthen 1879, p. 42; Nägeli u. Schwendener, Mikroskop 1877, 2. Aufl., p. 494.

2) Bot. Ztg. 1863, Beilage, u. 1865, p. 117. 3) Ebenda 1876, p. 1.

4) Senebier, Physik.-chem. Abhandlg. 1785, III. Thl., p. 71; Askenasy, Bot. Ztg. 1875 p. 498.

5) Botan. Jahresber. 1876, p. 717.

welche die Ausbildung von Farbstoffen durch eine im Durchschnitt nunmehr schwächere Beleuchtung gestatten. Auch begünstigt niedere Temperatur an gewissen Pflanzen augenscheinlich die färbende Wirkung des Lichtes[1].

In wie weit chemische oder physikalische Beschaffenheit des Culturbodens einen Einfluss auf Färbungen von Pflanzen hat, ist noch nicht zu sagen. Die auf höhere Pflanzen sich beziehenden Angaben sind von zweifelhaftem Werthe[2], ebenso bedarf es einer Prüfung, welche Bewandtniss es mit der Farbenänderung hat, die aus Seewasser in Süsswasser gebrachte Algen zeigen sollen[3]. Spaltpilze können augenscheinlich unter bestimmten Culturbedingungen eine besondere Färbung annehmen[4].

Die Bedeutung der Wechselwirkung von Organen für den Stoffwechsel.

§ 62. Handelt es sich darum, die Stoffmetamorphosen auf die bedingenden Ursachen zurückzuführen, so müssen von den spezifischen Eigenschaften des Organismus die Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Theilen des Ganzen als bedeutsame Faktoren berücksichtigt werden. Diese Beziehungen bestehen nicht nur darin, dass ein Organ die von einem anderen aufgenommene oder producirte Nahrung zugeführt erhält, sondern auch in weiteren gegenseitigen Beeinflussungen, durch welche bestimmte Prozesse erst veranlasst, oder hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs und der Ausgiebigkeit geregelt werden. Zwischen den einzelnen Organen, natürlich auch zwischen einzelnen Zellen einer Pflanze, können die Wechselwirkungen begreiflicherweise viel mannigfaltiger und verwickelter sein, als zwischen lebendigen Organismen und der nicht lebendigen äusseren Umgebung. Doch liefern Beziehungen letzterer Art oft besonders durchsichtige Beispiele für die Wechselwirkung zwischen Zellen und ihrer Umgebung, die wohl geeignet sind, gewisse Lichtblicke auch auf die Verhältnisse zu werfen, welche z. B. da bestehen, wo eine Zelle von umgebenden Zellen beeinflusst wird. Da im Organismus Stoffwechsel, Wachsen und andere Vorgänge eng verkettet und in gegenseitiger Abhängigkeit verlaufen, ist es oft schwer, Ursache und Wirkung auseinanderzuhalten, etwa in einem gegebenen Falle zu bestimmen, ob das Wachsen durch bestimmte Stoffwechselvorgänge oder diese durch jenes veranlasst wurden.

Die gegenseitige Beeinflussung der Organe einer Pflanze ist aber mit Rücksicht auf den Stoffwechsel bisher in zu untergeordneter Weise Gegenstand von Forschungen gewesen, um aus den Thatsachen ein befriedigendes Bild aufbauen zu können. Im Allgemeinen dürften eben die Wechselbeziehungen zweierlei Art sein. Entweder bestehen schon in einer Zelle, in einem Organe die Bedingungen für eine bestimmte Stoffumwandlung, aber die Fortführung der Re-

---

1) Lit. u. Versuche bei Mohl, Vermischte Schriften 1845, p. 390; G. Haberlandt, Unters. über d. Winterfärbung d. Blätter in Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1876, Bd. 72, Abth. I. Aprilheft. — Experimentelle Untersuchungen wurden schon angestellt von Macaire-Princep, Mem. d. la soc. d. Génève 1828, Bd. 4, p. 45.

2) Vgl. § 51 über Wirkung von Eisensalzen. Ferner Hildebrand, Die Farben der Blüthen 1879, p. 58.

3) Treviranus, Bot. Ztg. 1860, p. 285.

4) Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 301.

aktion kann mehr oder weniger von anderen Organen abhängig sein, welche die Produkte verwenden, oder die Gesammtheit der zu einer Stoffmetamorphose nöthigen Bedingungen wird erst durch einen von anderen Theilen des Pflanzenkörpers kommenden Anstoss geschaffen. Die eine wie die andere Wirkung ist mannigfacher Variationen fähig und vielfache und oft sicher sehr verwickelte Combinationen beider Wirkungen ziehen sich gewiss durch viele Stoffmetamorphosen.

Ohne in die einzelnen bedingenden Ursachen einen bestimmten Einblick zu haben, kann doch schon die Vereinigung von Stoffmetamorphosen und Stofftransport ein Bild bieten, das die mannigfachsten Wechselwirkungen ahnen lässt. Man denke etwa an das Schicksal eines Stärkekorns, das fern von seinem Produktionsorte im Samen als Oel magazinirt wird, dann als Glycose aus den Samenlappen wandert und in der Wurzelspitze zur Synthese von Proteinstoffen dienen mag. Aber nicht nur bei so weitgehender räumlicher und zeitlicher Trennung, sondern auch bei schnell und ohne auffällige Translocation sich abspielenden Prozessen kann eine Kette von Metamorphosen und Wechselwirkung in Betracht kommen. Ja selbst innerhalb der einzelnen Zelle sind Protoplasma und Zellsaft getrennte, aber in Austausch stehende Gebilde, deren Wechselwirkung wohl zweifellos öfters für Stoffverwandlungen in Betracht kommt. Aus einfachem Ursprung wird aber ferner eine verzweigte Kette von Metamorphosen hervorgehen können, etwa indem aus einem Stoffe zwei Produkte entspringen, die unabhängig von einander, vielleicht auch räumlich getrennt verschiedene Umwandlungen erfahren oder bewirken, möglicherweise auch wieder bei einer wechselseitigen Beeinflussung anderer Organe auf einander wirken.

Da die Stoffumwandlungen sich als Resultate aus den unter bestimmten Bedingungen vollzogenen materiellen Wechselwirkungen ergeben, so muss auch der Verlauf eines Prozesses in der lebendigen Zelle immer in etwas von der Natur eines zugeführten und in den Stoffwechsel gezogenen Körpers abhängen, und selbst dann besteht diese Forderung zu Rechte, wenn das endliche Hauptprodukt bei Verarbeitung verschiedenen Materiales gleichartig ausfallen sollte. Deshalb ist aber auch mit der Einführung eines Körpers, der mit seinen spezifischen Affinitäten in den Stoffwechsel eingreift, immer eine Beeinflussung dieses von Aussen gegeben, und in diesem Sinne kommt eine Wechselwirkung überall da in Betracht, wo ein Elementarorgan einem anderen Material zur Verarbeitung liefert. Wie schon durch Zufuhr einer geringen Stoffmenge die Bedingungen für auffällige Vorgänge geschaffen werden können, lehren u. a. durch ganz wenig Eisen ergrünende, bleichsüchtige Zellen. Ferner vermag der Zutritt von ein wenig Ferment grosse Stoffmengen umzuwandeln. Dass gewisse Zellen Fermente nach Aussen secerniren, zeigen niedere Pilze und fleischverdauende Phanerogamen, dass auch von einer Zelle in die andere Fermente übertreten, ist für gewisse Keimpflanzen bekannt, deren Endosperm ausgenutzt wird, indem augenscheinlich in dasselbe von den Samenlappen aus fermentartige Körper eindringen (§ 66). Wie weit nun innerhalb der Pflanze in lebendigen Zellen durch Zufuhr von Fermenten aus anderen Elementarorganen Stoffmetamorphosen eingeleitet werden, ist allerdings noch fraglich. Denn wenn auch Fermentwirkungen ausser Zweifel sind, so lassen doch die bisherigen Forschungen

nicht ersehen, ob die Fermente an dem Orte ihrer Wirksamkeit entstanden, oder ob sie zugeführt wurden. Jedenfalls ist aber mit der Entstehung der Fermente im Stoffwechsel in auffälliger Weise demonstrirt, wie mit der Bildung eines Körpers zugleich eine Ursache für anderweitige besondere und ausgiebige Umwandlungen gewonnen wird. Uebrigens ist dieses nur ein spezieller Fall davon, dass in bestimmten Phasen der Entwicklung die spezifischen Eigenheiten des Organismus sich ausbilden.

Ist irgend eine Bedingung nicht realisirt, so unterbleibt auch der mit Herstellung jener eintretende Stoffumsatz. Um hier bei den Fermenten zu bleiben, sei daran erinnert, dass Pepsin nur in saurer Lösung wirkt, und so die Kannenflüssigkeit von Nepenthes erst peptonisirende Eigenschaften erlangt, nachdem gewisse Reize die Secretion von Säure erzielten (§ 47). Ob gerade auf solche Weise in Zellen der Pflanze Reaktionsbedingungen hergestellt werden, ist nicht ermittelt, doch hat die oft alkalische, resp. saure Beschaffenheit des Protoplasmas, resp. Zellsaftes gewiss für die Stoffmetamorphosen in der Zelle Bedeutung, und bekannt ist auch, dass in manchen Fällen die saure Reaktion des Zellsaftes mit der Entwicklung der Organe einer neutralen oder alkalischen Reaktion Platz macht. Ein auffälliges Beispiel, dass eine materielle Einwirkung die Fortentwicklung und damit auch den damit Hand in Hand gehenden Stoffumsatz anregt, bieten die Befruchtungsvorgänge, in welchen ja in der Eizelle erst mit dem Eindringen der Samenfäden oder, bei Befruchtung mittelst Pollenschlauch, gleichfalls erst nach Uebertritt eines befruchtenden Stoffes, die Bedingungen für weitere Entwicklung geschaffen werden.

Es bedarf aber nicht immer des Eintritts materieller Theile, um durch von Aussen kommende Wirkungen in einer Zelle Bewegungszustände hervorzurufen, die zu bestimmten Vorgängen, auch stofflichen Umwandlungen führen. In zweifelloser Weise geschieht dieses ja in den bekanntlich mannigfachen Effekten, welche durch Licht oder Wärme erzielt werden, auch bei der Reizung von Mimosa pudica wird der Erfolg nur durch eine auslösende Erschütterung erzielt. Fehlen nun auch sichere Anhaltspunkte, so kann es doch auch nicht unwahrscheinlich dünken, dass ohne materiellen Austausch durch die Thätigkeit einer Zelle auf eine angrenzende Zelle Bewegungszustände übertragen werden, welche zu Reaktionen Veranlassung geben, und dass solche Vermittlungen vielleicht noch ausgedehnter zwischen Protoplasma und differenzirten Gebilden, wie Zellkern und Zellsaft stattfinden. Bei Besprechung der Gährungsvorgänge werden wir noch hören, wie Nägeli wahrscheinlich zu machen sucht, dass die innerhalb der Sprosspilze oder Spaltpilze erzielten Bewegungszustände auch nach Aussen sich fortpflanzen und entsprechende Zersetzungen in der nächsten Umgebung der Zellen eines Fermentorganismus erregen.

Wechselwirkungen derart, dass die Fortführung von Metamorphosen von dem Stoffwechsel in anderen Gliedern der Zelle oder des ganzen Organismus abhängig ist, spielen in der Pflanze offenbar eine sehr ausgedehnte Rolle. Zumeist reicht unsere Einsicht nicht aus, um in gegebenen Fällen die bestimmenden Faktoren durchschauen zu können. Im Allgemeinen wird zu beachten sein, dass schon der Consum von Stoffen, indem er die Anhäufung von Reaktionsprodukten hindert, die Fortführung eines Prozesses veranlassen kann, der schon ohne äusseren Anstoss in Zellen angestrebt wird, oder es kann auch sein, dass

es, um in Zellen die Bedingungen für eine Reaktion zu schaffen, eines besonderen Anstosses bedarf, der von den consumirenden oder auch von anderen, mit diesen in Wechselwirkung stehenden Organen ausgehen und von der Thätigkeit solcher Organe abhängig sein mag.

Eine Hemmung des Stoffumsatzes mit der Anhäufung der Produkte — also umgekehrt auch die Nothwendigkeit, die Produkte zu entfernen, um einen dauernden Umsatz zu ermöglichen — lehren schlagend die Gährung erregenden Pilze kennen. Mit der Zunahme des Alkohols, resp. der Milchsäure, verlangsamt sich die durch Sprosspilze, resp. gewisse Spaltpilze erzeugte Gährung, um endlich zu erlöschen, nachdem in der Gährflüssigkeit ein gewisser Gehalt an Alkohol, resp. Säure erreicht ist. Eine von der Ansammlung der Produkte abhängige Ausgiebigkeit von Umsetzungen ist in chemischen Prozessen vielfach bekannt und schon vor langen Jahren sprach Berthollet allgemein aus, es dürfte eine jede partielle Reaktion mit Entfernung der Produkte zu einer endlich totalen Zersetzung führen[1]. In der Pflanze mögen solche durch die Produkte gehemmte Reaktionen sehr ausgedehnt in Betracht kommen, um so mehr als ein solches Verhältniss zugleich eine Ursache der Selbstregulation des Stoffwechsels und damit der von diesem abhängigen anderweitigen Vorgänge einschliesst. Nur geben natürlich die einfachen Beziehungen einer chemischen Wechselwirkung nicht einen ausreichenden Maassstab für die Erfolge im Organismus ab, dessen innere Zustände, und damit die von diesen abhängigen Vorgänge, in einer für jedes Objekt spezifischen Weise durch äussere Eingriffe, also auch durch sich ansammelnde Produkte, modificirt werden. Vermögen doch schon geringe Mengen von Chloroform und antiseptischen Mitteln, welche gewöhnliche Prozesse nicht aufheben, stoffumwandelnde Aktionen des Organismus zu hemmen, wie insbesondere die Sistirung der durch Spross- oder Spaltpilze veranlassten Gährthätigkeit lehrt.

Ferner kommt auch die Qualität und die Menge löslicher Produkte durch die osmotischen Leistungen für Aktionen des Organismus in Betracht, die, wenn sie auch zunächst nicht Stoffmetamorphosen sein sollten, doch auf diese eine Rückwirkung geltend machen können. Die diosmotischen Eigenschaften im Organismus bieten überhaupt besondere, auch für Stoffmetamorphosen wichtige Verhältnisse dar, indem sie Stoffe räumlich getrennt halten oder auch räumliche Trennung löslicher Körper herbeiführen. Wird so ein Produkt entfernt, welches mit der Anhäufung hemmend wirkt, so muss auf diesem Wege eine an sich nur partielle Reaktion zu einer gänzlichen Zersetzung führen können, ohne dass unlösliche Produkte entstehen. Die nöthigen Bedingungen sind immer erreicht, sobald eine genügende Entfernung der diosmirenden Stoffe erzielt wird, sei es nun, dass dieselben als solche sich in anderen Zellen ansammeln, oder dass sie irgendwie verarbeitet werden.

Beispiele, dass der Consum von Produkten für die Fortdauer von Stoffmetamorphosen wenigstens ein wesentlich mitwirkender Faktor ist, gewähren vielfach Wachsthumsvorgänge, die auf Kosten von Reservestoffen sich abspielen und zugleich die Fortdauer derjenigen Stoffwechselprozesse bedingen, welche die abgelagerten Reservestoffe zum Zwecke der Translocation erfahren. Diese

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 163.

Metamorphosen unterbleiben ganz oder zum grössten Theile, wenn die plastischen Stoffe nicht fortgeleitet werden, und die Fortwanderung zeigt sich eben abhängig von dem Consum in oft fern gelegenen Organen. Dieser genetische Zusammenhang tritt in nicht wenigen Fällen hervor, die bei Gelegenheit der Stoffwanderung zu besprechen sind. Als ein Beispiel, wie jederzeit Metamorphosen in Reservestoffen zu erzielen sind, sofern nur ein Consum dieser durch Wachsthum veranlasst wird, sei hier auf die Bäume hingewiesen, deren Reservestoffe normalerweise bis zum Frühjaer in Stamm und Wurzel geruht haben würden, jedoch schon im Sommer oder Herbst zur Verwendung kommen, wenn durch Entfernen der Blätter ein neues Austreiben von Knospen veranlasst wird. Oder wird im Winter durch Einführung eines Astes in ein Warmhaus das Austreiben von Knospen veranlasst, so verursacht dieses in dem in der Kälte gebliebenen Stamm die Stoffumwandlungen, welche nöthig sind, um Stärke oder andere plastische Stoffe zu translociren.

Bei diesen und anderen zweifellosen Rückwirkungen muss freilich der causale Zusammenhang erst im Näheren aufgedeckt werden. Schwerlich wird hier allein der Stoffverbrauch Fortführung von Prozessen veranlassen, die in den Reservestoffen schon in gleicher Weise angestrebt wurden, deren Fortdauer aber durch die Anhäufung von Reaktionsprodukten gehemmt war. Vielmehr dürfte durch einen, allerdings auf die wachsenden Organe in letzter Instanz zurückführenden Anstoss in den fraglichen Zellen diejenige Thätigkeit erst ganz oder theilweise hervorgerufen werden, welche die Metamorphose des Reservemateriales veranlasst. Offenbar greifen die eben angedeuteten Modalitäten z. B. zusammen in der keimenden Dattel, in der zwar ein Secret des aussaugenden Cotyledon gewisse Stoffumsetzungen im Endosperm veranlasst, jedoch augenscheinlich auch der Uebergang des plastischen Materiales in die Pflanze die Ausnutzung des Endosperms regulirt.

Ein Uebertritt materieller Theile ist aber, nach den früheren Andeutungen, kein unbedingtes Erforderniss, um in anderen Zellen eine neue Disposition hervorzurufen. So genügt ja zur Fortpflanzung des Reizes im Gelenke von Mimosa pudica schon der mechanische Stoss, den eine gereizte Zelle auf die anderen ausübt. Gleichfalls bei den Reizbewegungen werden wir auch die Drüsenhaare an den Blättern von Drosera zu besprechen haben, in denen von dem gereizten Köpfchen aus eine durch Ausfällung eiweissartiger Stoffe höchst auffallende Reaktion von Zelle zu Zelle, vermuthlich durch Uebertritt von Reaktionsprodukten, fortgepflanzt wird. Jedenfalls veranschaulichen diese Beispiele Uebermittlung von Zustandsänderungen und Reaktionen bis zu immerhin entfernt gelegenen Zellen. Irgend eine Uebermittlung muss auch in der Wechselwirkung zwischen Impfling und Impfstock bei Entstehung von Pfropfhybriden thätig sein. Denn irgend eine Modifikation des Stoffwechsels zeigt es ja jedenfalls an, wenn nach dem Oculiren von Abutilon Thompsoni die der Impfstelle benachbarten Knospen statt der grünen Blätter, wie der Impfling, gescheckte Blätter bilden [1].

Die angestellten Betrachtungen reichen wenigstens aus, um die hohe Bedeutung verschiedenartigster Wechselwirkungen für Stoffwechsel und dessen Verlauf zu kennzeichnen. Wird aber eine Stoffumwandlung durch eine Reihe

1) Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung. Separatabz. aus Landwirthschaftl. Jahrb. 1878. Die Literatur und andere Beispiele sind hier citirt.

von Aktionen erreicht, so kann natürlich nicht an die Isolirung irgend eines einzelnen Körpers gedacht werden, der, noch dazu unter anderen Bedingungen, ausserhalb des Organismus die in diesem beobachteten Stoffumwandlungen vermitteln müsste. Allerdings dienen zur Erzielung von Stoffmetamorphosen gewisse im Organismus producirte Fermente, doch dürften diese wohl nur da von wesentlicher Bedeutung sein, wo es sich um Aktionen ausserhalb des Protoplasmas handelt. Im Protoplasma muss eine umsetzende Thätigkeit durch isolirbare Fermente um so weniger erforderlich scheinen, als ja doch zur Erzeugung der Fermente die besonderen Molekularkräfte des Protoplasmas in Anspruch genommen werden müssen. Dagegen sind Fermente allerdings bedeutungsvoll, um ausserhalb oder auch innerhalb des Protoplasmas Körper in Verbindungen überzuführen, die zwischen die Micellen des Protoplasmas eindringen und so den Molekularkräften in diesem zugänglich werden.

Ferment und Fermentorganismen. Nennen wir Fermente solche Stoffe, die eine verhältnissmässig grosse Menge eines andern Körpers umzuwandeln, also eine Umsetzung nach nicht äquivalenten Verhältnissen zu bewirken vermögen, so können wir als Fermentorganismen lebendige Zellen bezeichnen, wenn durch sie eine Metamorphose von verhältnissmässig grossen Stoffmengen vermittelt wird. Dieses tritt uns insbesondere in den Gähr- oder Hefewirkungen der Spross- und Spaltpilze entgegen, für die auch speziell die Bezeichnung »Fermentorganismen« reservirt sein mag, obgleich auch andere Pflanzen in ihrem Gewebeverband Zellen aufzuweisen haben, welche eine ausgedehnte Stoffverwandlung bewerkstelligen. Können auch isolirbare Fermente in der Gesammtwirkung der Fermentorganismen eine Rolle mitspielen, so sind doch die eigentlichen Gährungsvorgänge, von denen im Kap. Athmung weiter zu sprechen ist, von dem Leben untrennbar, und nach Obigem kann die Existenz eines isolirbaren Fermentes in keiner Weise als ein nothwendiges Postulat hingestellt werden[1]. Die Fermentorganismen, auch organisirte oder geformte Fermente genannt, unterscheiden sich also von den Fermenten, die auch als unorganisirte oder ungeformte oder chemische Fermente bezeichnet werden, dadurch, dass jene lebendige Organismen, dagegen letztere isolirbare chemische Individuen sind. Die Aktion durch Fermentorganismen soll Gähr- oder Hefewirkung, die Umsetzung durch Ferment Fermentwirkung genannt werden[2].

Das über die bedeutungsvoll in den Stoffwechsel eingreifenden Fermente Bekannte wurde bereits mitgetheilt (§ 47, 56, 59). Ferner ist u. a. noch die Existenz von Fermenten bekannt, welche die Zerspaltung von Glycosiden, wie Amygdalin, Salicin, Phlorizin u. a., verursachen. Während augenscheinlich dasselbe Ferment verschiedene Glycoside zerspaltet[3], ist es noch fraglich, ob einem Fermente gleichzeitig die Fähigkeit zukommt, Eiweisskörper zu peptonisiren, Stärke zu verwandeln und Rohrzucker zu invertiren. Nach den anderen Orts mitgetheilten Erfahrungen sind diastatische Fermente in bestimmten Fällen nur im Stande, auf Stärke zu wirken, doch kann solches deshalb nicht als allgemeine Eigenschaft angesprochen werden, da Diastase, Pepsin u. s. w. nur Gattungsbegriffe sind. Das Gegentheil folgt aber freilich nicht daraus, dass gewisse Präparate zugleich diastatische und peptonisirende Wirkung zeigten[4], da die Darstellungsmethoden die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass ungleichwerthige Fermente gemengt erhalten wurden.

Die Fermente scheinen sämmtlich den Proteinstoffen zuzugehören oder mindestens sehr nahe zu stehen. Die durch die isolirten Fermente erzielbaren Aktionen dürften wohl sämmtlich hydrolytische Spaltungen sein (§ 56). In wie weit die Fortdauer der Fermentwirkung

---

1) Wie das u. a. von Liebig und auch von Hoppe-Seyler (Physiol. Chem. 1877, p. 115) geschah.

2) Vgl. Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 11; Pfeffer, Wesen d. Athmung, in Landwirthschaft. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 812.

3) Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 248. Vgl. auch Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 99.

4) Gorup-Besanez, Bericht d. chem. Gesellsch. 1875, Bd. 8, p. 1510.

durch Anhäufung der Zersetzungsprodukte gehemmt wird, ist noch nicht genug bekannt. In wässeriger Lösung werden die bekannten Fermente bei Erwärmung auf 75—80° C. sämmtlich unwirksam. Die Fermentwirkung wird aber durch viele Stoffe nicht oder nur wenig beeinflusst, welche, wie Chloroform, Thymol, Senföl u. a., die Gährthätigkeit leicht hemmen, soweit dieselbe von der Lebensthätigkeit des Organismus direkt abhängig ist[1]. Dagegen dauern unter der Einwirkung solcher Agentien diejenigen Umsetzungen fort, welche, wie Inversion des Rohrzuckers und diastatische Wirkungen der Spaltpilze, durch producirte Fermente verursacht werden.

Durch welche Molekularwirkungen ein Ferment, während es sich selbst erhält, die chemische Verwandlung zu Stande bringt, braucht hier nicht diskutirt zu werden. Die in physiologischer Hinsicht verwendbaren Thatsachen bleiben ja dieselben, gleichviel, ob ein dauerndes Spiel von Bindung und Entbindung thätig ist, wie das für die Wirkung der Schwefelsäure in dem Prozess der Aetherbildung angenommen wird, oder ob die Fermente nicht selbst in Verbindung treten, aber durch die Bewegungszustände ihrer Moleküle und die von ihnen ausgehenden Anziehungen auf bestimmte Atomgruppen eines oder einiger Körper wirksam sind[2].

Umsetzungen und Reaktion im Zellsaft. Vom Protoplasma, als dem lebendigen Organismus, sind allerdings die Stoffmetamorphosen in letzter Instanz abhängig, doch vollziehen sich ausserhalb jenes nicht wenige Reaktionen. Was Fermente ausserhalb des Organismus vollbringen, vermögen sie natürlich auch im Zellsaft zu leisten, in welchem ausserdem noch Prozesse anderer Art vor sich gehen, zu welchen die Eigenschaften des Zellsaftes und seine Wechselwirkungen mit dem Protoplasma befähigen. Es ist bisher zu wenig beachtet worden, welche Reaktionen im Zellsaft sich vollziehen können. Sehen wir hier von den Wirkungen ab, welche durch in Pflanzen vorkommende Fermente ausgeführt werden, so bedarf es jedenfalls irgend einer, wenn auch noch so leichten Umwandlung, um die im Zellsaft gelösten Farbstoffe zu bilden, da diese im Protoplasma nicht vorkommen. Ferner vollzieht sich in Folge von Reizung eine Ausscheidung von eiweissartigen Stoffen im Zellsaft der Drüsenhaare von Drosera[3]. Dann entstehen und wachsen Stärkekörner im Zellsaft des sich ausbildenden Embryos von Phaseolus vulgaris[4], und im Endosperm des reifenden Samens von Paeonia geht in dem allerdings an Proteinstoffen sehr reichen Zellsaft aus gebildeter Stärke fettes Oel hervor, ohne dass ein Grund vorhanden wäre, die Oelbildung in das Protoplasma zu legen[5], wie denn auch fettes Oel im Zellsaft bei der Bildung der Oelkörper der Lebermoose zu entstehen scheint[6].

Mit Uebergehen anderer Beispiele, welche die Realität gewisser Stoffmetamorphosen im Zellsaft wahrscheinlich machen konnten, sei hier noch hervorgehoben, dass durch die besondere Zusammensetzung der Lösung und durch die Beziehungen zum Protoplasma im Zellsaft offenbar andere Verhältnisse, als in einer beliebigen Lösung geboten sind. So nur ist es verständlich, dass Inulin und Hesperidin[7] im Zellsaft in reichlicher Menge gelöst

---

1) Zahlreiche Angaben, auch über Fermentwirkung hemmende Stoffe, u. a. Schützenberger, l. c., p. 245; Müntz, Annal. d. chim. et d. phys. 1875, V sér., Bd. 5, p. 428; Müntz u. Schlösing, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 301; Krauch, Versuchsstat. 1879, Bd. 23, p. 85; Kjeldahl, Chem. Centralblatt 1880, p. 74; Wernitz, Botan. Centralblatt 1880, p. 973.

2) Vgl. auch Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 26.

3) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 196.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 515.

5) Pfeffer, l. c., p. 507.

6) Pfeffer, Flora 1874, p. 33.

7) Vgl. Pfeffer, Bot. Ztg. 1874, p. 529. — Auch bedarf es einer Erklärung, warum Asparagin sich nicht ausscheidet, wenn in der Zelle, wahrscheinlichst im Zellsaft, mehr gelöst ist, als das vorhandene Wasser ausserhalb der Zelle zu lösen vermag. Reicht auch der Gesammtwassergehalt asparaginreicher Lupinenkeimlinge aus zur Lösung (Schulze, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 850), so ist doch solches gewiss nicht in allen Zellen der Fall, da ja nicht wenige frei von Asparagin sind. Dennoch schied sich dieser Körper nicht aus, als ich den an Asparagin reichsten Zellen des hypocotylen Gliedes der Lupinenkeimlinge durch Contraction mittelst Zuckerlösung mehr als die Hälfte ihres Wassers entzog und nun 1/2 Tag lang bei 3° C. hielt. Diosmotisch wird hierbei kein Asparagin aus den lebendig bleibenden Zellen entfernt.

vorkommen, während beide in kaltem Wasser fast unlöslich sind und mit dem Tode der Zelle sich aus dem gewonnenen Safte ausscheiden. Zur Ermittelung der Eigenschaften des Zellsaftes können aber, unter Beachtung der Wechselbeziehungen zum Protoplasma, gleichsam als Reagens diese und mannigfache andere Verhältnisse benutzt werden, von denen ich hier nur noch in Kürze auf die Reaktion hinweisen will.

Ohne irgend einen Eingriff in das Leben machen zu müssen, geben gefärbte Zellsäfte unmittelbar Aufschluss über ihre Reaktion. Die rothe Farbe der rothen Rübe, der Rosenblüthe u. a. verräth die dauernd saure Beschaffenheit des Zellsaftes, welche überhaupt hiernach sehr verbreitet, jedoch keine ausnahmslose Regel ist. Denn u. a. in den blauen Blüthen der Boragineen besteht eine neutrale oder schwach alkalische Reaktion, nachdem zuvor der Zellsaft öfters eine entschieden saure Beschaffenheit hatte, wie die zuerst rothen, allmählich sich bläuenden Blüthen von Pulmonaria u. a. lehren, eine Farbenänderung, die man mit Spuren Ammoniak jeden Augenblick erzielen kann[1]. Das Protoplasma hat dagegen augenscheinlich oft eine schwach alkalische Reaktion, wie aus den Farbenänderungen zu entnehmen ist, welche neutrales Lakmuspapier erfahrt, wenn es gegen frische Stengelquerschnitte gepresst wird[2]. Die Siebtheile reagiren zumeist alkalisch, die übrigen Gewebe gewöhnlich sauer, und wenn dieser Erfolg nun auch die aus Mischung von Zellsaft und Protoplasma resultirende Reaktion anzeigt, so ist doch immerhin auf eine alkalische Beschaffenheit der protoplasmatischen Massen in dem Siebtheil zu schliessen, während über die Reaktion des Protoplasmas in den übrigen Zellen nichts ausgesagt wird. Allerdings mag auch dieses neutrale oder alkalische Beschaffenheit wohl öfters haben, da Sachs für die in der Nähe des Vegetationspunktes befindlichen Gewebe zuweilen eine alkalische Reaktion fand, während im Allgemeinen, nach im Zellsaft gelösten Farbstoffen zu urtheilen, gerade in jugendlichen Zellen eine entschieden saure Reaktion im Zellsaft vorhanden zu sein scheint. Fand nun ferner Krukenberg[3] für das Plasmodium von Aethalium septicum stets eine neutrale oder alkalische Reaktion, so ist doch kein Grund vorhanden, eine solche Beschaffenheit für alle Protoplasmakörper zu fordern. Die von Sachs (l. c. p. 263) beobachtete schwach saure Reaktion des Milchsaftes von Papaver somniferum und Sonchus oleraceus lehrt wenigstens, dass eiweissartige Zellinhalte nicht alkalisch sein müssen, und nach Ritthausen ist Legumin ohnehin eine sauer reagirende Phosphorsaureverbindung eines Proteinstoffes.

Saure oder alkalische Beschaffenheit ist aber in mannigfacher Hinsicht bedeutungsvoll. Ich erinnere nur daran, dass Pepsin ohne Säure unwirksam ist, und in saurer Lösung Stoffe nebeneinander befindlich sein können, die als Niederschlag sich ausscheiden, sobald alkalische Reaktion eintritt. So sind denn auch nach Versuchen, die ich hier nicht weiter ausführen kann, im sauren Zellsaft der Wurzelhaare von Hydrocharis morsus ranae Kalk, Magnesia und Phosphorsäure gelöst zu finden. Die Existenz von Calciumcarbonat in Plasmodien[4] und in Zellen einiger Pflanzen[5] ist natürlich mit einer sauren Beschaffenheit der Umgebung nicht vereinbar, dagegen schliessen die an kohlensaurem Kalk reichen Cystolithen von Ficus eine saure Reaktion des Protoplasmas noch nicht aus, da sie von diesem durch das diosmotisch maassgebende Hyaloplasmahäutchen getrennt sind. Anderseits muss das Protoplasma noch nicht nothwendig sauer sein, wenn Zellen der Drüsenhaare am Blatte von Drosera, Dionaea u. a. Säure nach Aussen secerniren. Beachtenswerth ist übrigens, dass der lebende Zustand, wenigstens gewisser Protoplasmakörper, durch freie Säuren leicht vernichtet wird.

---

1) Vgl. Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 140.

2) Sachs, Bot. Ztg. 1862, p. 257. — A. Vogel (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1879, p. 19) prüfte die Reaktion vieler Blüthen. — Payen's Angabe (Mém. prés. p. div. savants IX, p. 101), die blasenförmigen Haare von Mesembrianth. crystallinum hätten alkal. Reaktion, finde ich nicht bestätigt. Uebrigens hat Payen (Compt. rend. 1848, Bd. 27, p. 1) auf das Vorkommen sowohl saurer, wie alkalischer Pflanzensäfte hingewiesen.

3) Unters. d. physiol. Instituts in Heidelberg, Bd. II, p. 282.

4) De Bary, Morphologie u. Physiologie d. Pilze 1866, p. 305.

5) Unters. über d. Vorkommen d. kohlens. Kalkes 1877. — Leitgeb (Unters. über Lebermoose 1874, Heft I, p. 30) fand Calciumcarbonat in Zellen d. Stämmchens von Blasia pusilla.

Kapitel VII.

Stoffwanderung.

Wanderung organischer Nährstoffe.

§ 63. Die Nothwendigkeit ausgedehnter und mannigfacher Stoffwanderungen in der Pflanze ergibt sich ohne Weiteres aus der Thatsache, dass die Verbrauchsorte der Nährstoffe, sowie die Organe, in welchen diese producirt oder aufgenommen werden, sehr gewöhnlich räumlich getrennt, oft sogar sehr weit von einander entfernt liegen. Ein aus dem Boden aufgenommenes Stofftheilchen hat natürlich von der Wurzel bis zur Krone eines Baumes einen weiten Weg zurückzulegen, den in umgekehrter Richtung in den Blättern producirte Stärke zu durchlaufen hat, wenn sie der Wurzel als Nährmaterial zugeführt werden soll. Eine Fortbewegung der Nahrung ist ebenso in jedem aus dem Substrate sich erhebenden Pilzfaden unerlässlich, mag dieser eine Zellkette oder ein einzelliger Mucor sein. Ueberhaupt ist mit dem Stoffwechsel in jeder einzelnen Zelle auch eine Stoffbewegung in dieser unzertrennlich verknüpft.

Die wesentlichen Aufgaben, welche uns hinsichtlich des Stofftransportes in der Pflanze entgegentreten, sind bereits in einem früheren Kapitel (Kap. II) der Hauptsache nach gekennzeichnet. Hauptsächlich sind die Wanderungsbahnen und die Qualität der wandernden Stoffe zu ermitteln, sowie ferner die Ursachen, welche eine Fortbewegung ermöglichen oder reguliren. Damit tritt aber die Stoffbewegung in innigste Beziehung zu den Stoffumwandlungen, durch welche einmal ein dauernder Nachstrom veranlasst wird, und die häufig nöthig sind, um Körper in wanderungsfähige Form zu bringen. Im Vereine mit solchen Thätigkeiten entscheiden im Allgemeinen die Lage des Ausgangsortes und des endlichen Zieles, sowie die spezifischen Eigenschaften der Verbindungswege über die Bahnen, welche die wandernden Stoffe durchlaufen. Es bedarf nur der Anpassung an spezielle Verhältnisse, um mit den Prinzipien, welche wir hinsichtlich der Aufnahme und Ansammlung von Stoffen im Kap. II kennen lernten, auch die übrigen Stoffwanderungsvorgänge verständlich zu machen.

Da die Stoffbewegung natürlich dem Entwicklungsgange und den Lebensverhältnissen der ganzen Pflanze und ihrer einzelnen Organe angepasst sein muss, so machen sich entsprechende spezifische Eigenheiten jener geltend. Bald werden Reservestoffe aufgespeichert oder diese nach den Verbrauchsorten geschafft, welche gleichzeitig auch von Aussen zugeführte Stoffe erhalten können, aber nicht in allen Fällen erhalten müssen. Nebenbei bewegen sich von den stoffumwandelnden und einen Zustrom erfordernden Organen, wie von einem Abstossungscentrum, grössere oder geringere Mengen der Stoffwechselprodukte hinweg, unter denen mindestens die zur Entfernung bestimmte Kohlensäure in

keiner lebensthätigen Zelle fehlt. Dabei können sich, bei der durch Diffusion und Diosmose vermittelten Zuführung und Hinwegführung, verschiedene Körper in gerade entgegengesetzter Richtung, selbst in demselben Elementarorgan bewegen. Wie ferner mit dem Entwicklungsgang auch die Stoffbewegung modificirt wird, vermag die Betrachtung einer jeden Pflanze zu lehren.

Fassen wir z. B. ein aus Samen sich entwickelndes einjähriges phanerogamisches Gewächs ins Auge, so sehen wir zunächst Reservestoffe zu der wachsenden Wurzel, dann auch reichlich zu den sich entwickelnden Stämmchen und Blättern strömen. Schon in früheren Entwicklungsstadien werden, wenn sie geboten sind, Aschenbestandtheile (und Stickstoffverbindungen) von Aussen aufgenommen, und diese Aufnahme ist weiterhin, sowie auch die Sauerstoffzufuhr, eine unerlässliche Bedingung für die Fortentwicklung. Mit dieser beginnen endlich die Blätter aus Kohlensäure und Wasser Stärke zu produciren, welche zunächst wohl im Vereine mit Reservestoffen, späterhin allein das für verschiedene Zwecke nöthige plastische, organische Material liefert. Wachsthum und Neubildung von Wurzeln, Stengeln, Blättern u. s. w. treten aber allmählich zurück, während die Ausbildung der Frucht, also auch die Aufspeicherung von Reservestoffen im Samen, grössere Stoffmengen in Anspruch nehmen. Zuletzt findet im Wesentlichen nur eine den besagten Zwecken entsprechende Translocation des in der Pflanze vorhandenen Materiales statt, da die Kohlenstoffassimilation mehr und mehr nachlässt und mit dem Absterben der chlorophyllführenden Organe erlischt. Zur Zeit des lebhaftesten Wachsthums wird auch ein Maximum der Zufuhr von Aschenbestandtheilen von Aussen erreicht und nur noch wenig wird von diesen während der Fruchtreife aufgenommen.

Bei perennirenden Gewächsen muss natürlich gleichzeitig Reservematerial in die ausdauernden Theile wandern, sei es, dass nur unterirdische Organe perenniren oder auch der Stamm Reservestoffe aufnimmt. Diese müssen dann in entgegengesetzter Richtung wie bei der Magazinirung im Stamme sich bewegen, wenn die Knospen austreiben. Wie in diesen Beispielen sind die Richtungen der Stoffwanderung im Allgemeinen leicht gezeichnet, wenn Ausgangspunkte und Endziele anzugeben sind.

Mit ausgesprochener Gewebedifferenzirung macht sich wohl allgemein, wie in anderen Funktionen, auch hinsichtlich der Stoffbewegung eine mehr oder weniger weitgehende Arbeitstheilung bemerklich. Eine solche lernten wir schon bei der Wasserbewegung in der Pflanze kennen, und ebenso sind verschiedene Elementarorgane ungleich bei dem Transport organischer, plastischer Stoffe betheiligt, über deren Wanderung in der Pflanze uns einigermaassen Erfahrungen zu Gebote stehen. Von den stickstofffreien Materialien werden insbesondere Glycose und Stärke häufig auf Wanderung angetroffen, weniger häufig vermittelt fettes Oel die Translocation. Vielleicht vermittelt auch Mannit bei Oliven den Stofftransport (§ 56), und Rohrzucker soll dieses nach Gressner[1]) beim Keimen von Cyclamen thun. Ausserdem scheint Rohrzucker vorwiegend als Reservematerial zu funktioniren, und für Inulin ist keine andere Rolle bis jetzt bekannt. Die stickstoffhaltigen plastischen Körper wandern, soweit unsere Erfahrungen reichen, sehr häufig als Proteinstoffe. Ferner ist näher bekannt, in

---

1) Bot. Ztg. 1874, p. 801.

welcher Weise Asparagin die Wanderung in Keimpflanzen der Leguminosen vermittelt, während für andere Amide die Wege der Stoffwanderung nicht näher bekannt sind, und überhaupt nur unbestimmte Erfahrungen vorliegen, obgleich kaum zu bezweifeln, dass Amide oft, möglicherweise sogar ziemlich ausgedehnt, wandernde Körper sind[1]. Auch für Ammoniak und Salpetersäure, von denen letztere namentlich in Form gelöster Salze in manchen Pflanzen reichlich vorkommt, sind die Wanderungsbahnen noch nicht näher ermittelt.

Halten wir uns an die allgemeinen Erfahrungen, welche für Stoffwanderungsvorgänge in Phanerogamen, bei Entwicklung der Keimpflanze, Stofftransport aus assimilirenden Blättern, Ausbildung von Früchten u. s. w. bekannt sind, so finden wir insbesondere parenchymatische Zellen bei der Fortbewegung stickstofffreier plastischer Stoffe benutzt. Hierbei pflegen im Allgemeinen die den Gefässbündeln zunächst liegenden Zellen eine gewisse Bevorzugung zu zeigen, was namentlich bei Stärke dann hervortritt, wenn diese in nicht zu reichlicher Menge auf weitere Strecken fortgeschafft wird. Dann führt nicht selten eine den Gefässbündelring oder ein einzelnes Gefässbündel umkleidende Zellschicht, die sog. Stärkescheide[2], allein oder doch überwiegend Stärkekörner, die indess bei reichlicherem Vorrath auch in anderen Zellen der Rinde und des Markes auftritt. Eine ähnliche, jedoch nicht so ausgesprochene Localisirung bietet wohl auch die Glycose[3], die indess auf eine einzelne Zellschicht nicht beschränkt zu werden pflegt und gelegentlich auch im Marke reichlicher als in der Rinde vorkommt. In letzterer scheinen, sofern die Rinde einige Mächtigkeit hat, die äusseren Zelllagen, insbesondere die Epidermis und collenchymatische Schichten, der Regel nach nicht oder doch untergeordnet für Transport von Glycose und Stärke benutzt zu werden.

Bei Lupinus und ebenso bei anderen Leguminosen wird jedenfalls ein gutes Theil der Reserveproteinstoffe in Form von Asparagin den Verbrauchsorten in der Keimpflanze zugeleitet. Dabei dienen als Wanderungswege dieselben Zellenzüge, in denen Glycose fortgeschafft wird, und wie diese, fehlt auch Asparagin in den Gefässbündeln[4].

Wo Eiweissstoffe als solche auf weitere Strecken fortzuschaffen sind, scheint dieses wesentlich in dem Siebtheil der Gefässbündel, namentlich in den Siebröhren und den Cambiformzellen zu geschehen. Diese sind nach den Erfahrungen von Sachs[5] überall, wo Transport von Proteinstoffen anzunehmen ist, reich an löslichen Eiweissstoffen, die mit Kupfervitriol und Kali violette Färbung annehmen. Solche Eiweissstoffe sind in nachweislicher Menge öfters

1) Die in § 59 und 60 mitgetheilten Thatsachen und die in den dort citirten Arbeiten enthaltenen Beobachtungen lassen wohl keinen Zweifel, dass auch andere Amide in der Pflanze wandern. Näher sind die Bahnen solcher Amide noch nicht verfolgt. Speziell für eine Translocation des in der Rübe enthaltenen Betain und Glutamin sprechen quantitative Bestimmungen dieser Körper, welche vor und während des Austreibens der Rübe von Schulze ausgeführt wurden (Versuchsstat. 1879, Bd. 20, p. 192.

2) Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 194. — Die topographisch abgegrenzte Endodermis ist nicht immer stärkeführend. De Bary, Anatomie 1877, p. 329, 341.

3) De Vries schlägt deshalb vor, das besonders leitende Gewebe Zuckerscheide zu nennen. Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 447.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538.

5) Flora 1862, p. 297; 1863, p. 38.

nur in den genannten Elementarorganen auf Strecken zu finden, welche als Verbindungswege für die aus Samenlappen oder anderen Reservemagazinen nach Verbrauchsorten zu leitenden Proteinstoffe benutzt werden müssen, und verschwinden dann, wenn die Reservestoffe aus Samen entleert sind. Nach dem analogen Verhalten in Keimpflanzen von Leguminosen wird auch in diesen ein Theil der Reserveproteinstoffe auf diesem Wege, und ein vermuthlich spezifisch verschiedener Theil durch Vermittlung des Asparagins fortgeschafft. Ausser diesen Beobachtungen lehren die unten zu besprechenden Ringelungsversuche die Siebröhren und Cambiformzellen als Leiter von Proteinstoffen kennen.

Die räumliche Trennung der wandernden Stoffe ist, wenn auch eventuell weitgehend, doch wohl niemals eine vollkommene. In den Siebröhren ist, wie insbesondere aus den Untersuchungen von Briosi[1]) und Wilhelm[2]) bekannt wurde, etwas Stärke sehr häufig zu finden, etwas Glycose wurde in den leitenden Elementarorganen des Siebtheils in einigen Theilen der Maispflanze von Sachs[3]) beobachtet, und Oeltröpfchen in Siebröhren von Cucurbita und Dahlia werden von Briosi erwähnt. Andererseits sind ja in den Reservestoffbehältern plastische Proteinstoffe und Kohlehydrate vereint und wandern auch in den Samenlappen oder, wie bei Mais und Dattel beim Uebergang aus dem Endosperm in die aufsaugenden Theile des Samenlappens, gemeinsam in parenchymatischen Zellen des Grundgewebes, ehe die räumliche Trennung mit Erreichung von Gefässbündeln beginnt. Diese Thatsachen, ferner das Zusammenwandern von Asparagin und Glycose in denselben Zellenzügen, in denen offenbar beide Stoffe vereint im Zellsaft sind, deutet darauf hin, dass es auf eine Trennung von stickstoffhaltigen und stickstofffreien Stoffen nur insoweit abgesehen ist, als daraus ein Vortheil für die Translocation entspringt.

Da nun das krystalloide Asparagin denselben Weg, wie die gleichfalls leichter diosmirenden Kohlehydrate einschlägt, so darf man wohl annehmen, dass es beim Transport der Eiweissstoffe im Siebtheil darauf abgesehen ist, diese schwierig diosmirenden Körper zu befördern, ohne eine zu häufige diosmotische Durchwanderung von Zellwänden nöthig zu machen. Das ist aber in den Cambiformzellen durch ihre langgestreckte Form erreicht, und in den Siebröhren ist durch die durchbrochenen Siebplatten eine offene Communication hergestellt. Mit dem Mangel einer entsprechenden Gewebedifferenzirung wandern offenbar Proteinstoffe und Kohlehydrate in denselben Zellenzügen, so wie es auch bei Dattel, Mais u. a. beim Uebergang aus dem Endosperm in den Samenlappen, wo zunächst eine Durchwanderung von parenchymatischem Grundgewebe unerlässlich ist, zutrifft. Unter den niederen Gewächsen bieten übrigens u. a. schon verschiedene Florideen eine Sonderung in innere Plasma führende und umgebende stärkeführende Zellen[4]). Ob die Milchröhren, welche, wo sie vorhanden sind, ein ausgezeichnetes communicirendes System in der Pflanze bilden, in hervorragender Weise beim Transport plastischer Stoffe betheiligt sind, ist noch unentschieden. Denn wenn auch thatsächlich ihre Inhaltsstoffe bei

---

1) Bot. Ztg. 1873, p. 305.

2) Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates 1880, p. 21.

3) Flora 1862, p. 314.

4) Klein, Flora 1877, p. 295; Ambronn, Bot. Ztg. 1880, p. 177.

Nährstoffmangel theilweise Verwendung finden können, so gilt dieserhalb dasselbe doch nicht ohne Weiteres für normale Verhältnisse, und aus jenen Beobachtungen allein lässt sich ein endgültiger Schluss nicht ziehen, welche Rolle den Milchröhren bei der Stoffwanderung zufällt.

Wandern auch stickstofffreie und stickstoffhaltige Stoffe räumlich getrennt, so müssen sie doch überall da zusammentreffen, wo beide in einer Zelle nothwendig sind. Das ist der Fall in Reservestoffbehältern, in denen Körper beiderlei Art vereinigt sind, und ebenso in wachsenden Zellen, welche gleichzeitig Baumaterial für Protoplasma und Zellhaut bedürfen. In ausgewachsenen Zellen scheint die Zufuhr von Stickstoffmaterial durchgehends zurückzutreten, vielleicht zeitweise ganz sistirt zu sein, während stickstofffreie plastische Stoffe in jeder lebensthätigen Zelle immer nöthig sind, demgemäss zugeführt werden müssen, wenn sie nicht aus Kohlensäure und Wasser im Chlorophyllapparat dieser gegebenen Zelle gebildet werden.

Mit der Nothwendigkeit, allen Zellen plastische Stoffe zuzuführen, müssen diese von den Zellenzügen aus, welche die Fortschaffung auf weitere Strecken vermitteln, auch in transversaler Richtung bewegt werden. Die analoge Forderung mussten wir schon hinsichtlich der Versorgung der Pflanze mit Wasser machen, dessen Fortschaffung auf weitere Strecken durch verholzte Elementarorgane der Gefässbündel vermittelt wird. Eine quere Wanderung wird natürlich auch für die Reservestoffe nöthig, sofern es die gegenseitige Lage der zuführenden und aufspeichernden Gewebe erfordert. So ist es u. a. bei Ablagerung der Reservestärke in Sträuchern und Bäumen, die in den Wurzeln beginnt und von da allmählich aufwärts in die Stammtheile sich fortsetzt [1]. Während, soweit bekannt, die plastischen Stoffe in der üblichen Weise zugeleitet werden, füllen sich nach Reichardt [2] an den Magazinirungsorten zunächst Rindenparenchymzellen mit Stärke, die bald auch in Markstrahlen und Mark, weiter in das Holzparenchym und überhaupt in die Reservestärke führenden Elementarorgane des Holzes vordringt. Da Markstrahlen und Holzparenchym ein zusammenhängendes Gewebesystem bilden [3], so müssen bei solcher Einwanderung andere Elementarorgane des Holzes nicht nothwendig als Vermittler in Anspruch genommen werden.

Trotz der Zufuhr eines Stoffes wird doch eine nachweisbare Menge desselben sich nicht anhäufen, wenn der Consum verhältnissmässig zu ausgiebig ist. Dieses ist offenbar ein wesentlicher Grund, dass in dem Urmeristem des Vegetationspunktes der Wurzel, des Stengels u. s. w. Stärke und Glycose zu fehlen pflegen, deren Zuleitung und Verbrauch in den wachsenden Organen sich übrigens daraus ergibt, dass innerhalb dieser die fraglichen Körper gegen die wachsenden Partien hin allmählich spärlicher werden oder, falls transitorische Stärke angehäuft wird, diese mit der Streckung der Zellen verbraucht wird [4]. An dieses letztere Verhalten schliessen sich auch die durch violette Kupferreaktion nachweisbaren löslichen Eiweissstoffe an, welche in den jugendlichsten Zellen von Meristemen zu finden sind, aber allmählich verschwinden, während die Zellen in einen Dauerzustand übergehen [5].

---

1) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 332. 2) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 323.
3) Troschel, Unters. über d. Mestom im Holze d. Dicotylen-Laubbäume 1880 (Berliner Dissert.). 4) Vgl. § 57. 5) Sachs, Flora 1862, p. 297.

Unsere Kenntniss der Stoffwanderung ist im Wesentlichen durch die von Sachs erfolgreich angebahnten mikrochemischen Methoden gewonnen, deren Aufgabe für diesen Zweck im Wesentlichen darin besteht, bei Kenntniss der Ausgangspunkte und Endziele der Stoffwanderung die leitenden Züge von Elementarorganen und die Qualität der in diesen befindlichen Stoffe zu ermitteln. Makrochemische Analyse der einzelnen Theile einer Pflanze vermag zwar die leitenden Elementarorgane nicht zu kennzeichnen, kann indess bei quantitativer Bestimmung über die von einem Organ zum anderen übergehenden Stoffmengen werthvolle Aufschlüsse geben und wohl auch das Material für Schlussfolgerungen liefern, die mit mikrochemischen Methoden nicht zu erreichen sind.

Ringelungsversuche. Wichtig für die Bestimmung der Elementarorgane, in welchen die Proteinstoffe wandern, sind die Erfolge der seit alten Zeiten vielfach ausgeführten Ringelungsversuche[1]. Wird ein Rindenring dem Stengel eines dicotylischen Gewächses entnommen, welches nur in der Rinde Siebtheil besitzt, so ist die auf Elementarorgane dieses angewiesene Communication natürlich unterbrochen. Ist der so am unteren Ende eines Weidenzweiges separirte Theil nur klein, so werden die in Fig. 34 dargestellten Erfolge nach ein bis einigen Wochen beobachtet, wenn der Zweig bis etwa *h—h* in Wasser gestellt wurde. An dem abgeringelten kurzen Ende erscheinen nur wenige Wurzeln (*w*), die bald ihr Wachsthum einstellen, wie es auch die Zweigknospe (*k*) mit einem Beginn des Austreibens bewenden lässt. Dagegen entwickeln sich reichlich und bis zu ansehnlicher Länge Wurzeln an dem unteren Ende des grösseren Zweigstückes, das zugleich eine mehr oder weniger auffallende callöse Anschwellung zeigt und dessen in der Figur nicht dargestellte Gipfelknospen zu beblätterten Zweigen sich entfalten. Aehnliche Erfolge werden u. a. leicht mit Liguster, Polygonum persicaria u. a. erhalten.

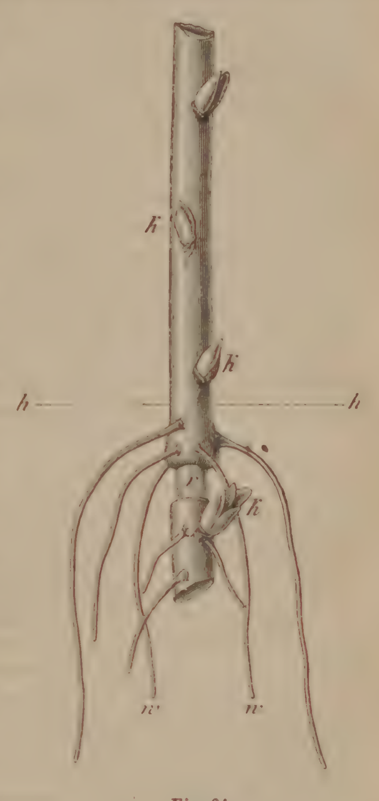


Fig. 34.

Befindet sich das kleine abgeringelte Stengelstück am oberen Ende des Zweiges, so kommt auch hier ein nur begrenztes Wachsthum zu Tage, wobei übrigens zu beachten, dass an dem in die Luft ragenden Ende das Auswachsen der Wurzeln sehr gehemmt oder ganz verhindert wird. Ebenso fand Hanstein, dass Blüthenstände und junge Fruchtstände von Sambucus nigra und Acer pseudoplatanus bald ihre weitere Entwickelung einstellten, wenn unterhalb derselben ein Rindenring entfernt wurde und kein Blatt an dem abgeringelten Theile sich befand. Wurde aber mit der Ringelung die Communication aller Siebtheile nicht unterbrochen, dann tritt obige Benachtheiligung des kurzen Stückes nicht, oder entsprechend der partiellen Unterbrechung nur theilweise auf. So ist es bei Stengeln der Monocotylen, ferner, wie Hanstein zeigte, bei Piperaceen, Nyctagineen und anderen Dicotylen mit markständigen Gefässbündeln, ferner bei Pflanzen, die, wie Solaneen, Cucurbitaceen (Asclepiadeen, Apocyneen, Cichoriaceen[2]) bicollaterale Bündel[3], d. h. auf der Markseite der Gefässbündel Siebtheile besitzen.

---

1) Aeltere Lit. u. zahlreiche eigene Versuche bei Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. — Weitere Versuche bei Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878.

2) Die eingeklammerten Pflanzen besitzen auch Milchröhren.

3) Vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 351.

Nun wandern aber faktisch, wie der mikrochemische Befund lehrt, im Mark plastische Kohlehydrate, und für Baumstämme hat Hartig[1] gezeigt, dass eine Unterbrechung der Rinde den Uebergang von Stärke nicht hemmt, indem die Reservestärke aus Wurzel und Stamm verschwand, als armsdicken Eichenstämmen 4 Fuss über dem Boden ein 2 Zoll breiter Rindenring im Frühjahr entnommen worden war. Kann somit nicht der Mangel von Kohlehydraten die soweit gehende Hemmung des Wachsens in den abgeringelten Stengelstücken erzeugen, so muss die Ursache in der ungenügenden Menge der zum Wachsen gleichfalls nothwendigen Proteinstoffe liegen. Weiter ergeben sich dann nach obigen Erfahrungen die Siebtheile als die zur ausreichenden Zufuhr von Proteinstoffen aus anderen Stengeltheilen nöthigen Gewebe. Der eiweissreiche Inhalt kennzeichnet dann ferner Siebröhren und Cambiform als die wesentlich leitenden Elementarorgane. Diese richtige Deutung, welche Sachs[2] den Thatsachen gab, wird nicht davon betroffen, dass gewisse Mengen von Kohlehydraten auch in dem Siebtheil wandern, wie es sich ja überhaupt nicht um eine absolute räumliche Trennung handelt. Wichtig sind übrigens diese Resultate noch deshalb, weil sie zeigen, dass in den Zellengängen, in welchen die Kohlehydrate nach der Ringelung sich noch bewegen, plastische Stickstoffverbindungen nicht in ausreichender Menge translocirt werden. Dieser Schluss ist aus den mikrochemischen Befunden nicht wohl abzuleiten, da ein Uebersehen von stickstoffhaltigen Körpern allzuleicht möglich ist.

Bei der Ausführung derartiger Experimente muss die erst später zu besprechende Eigenschaft der Zweige ins Auge gefasst werden, eine Entwicklung der Knospen an der Spitze, der Wurzeln an der Basis der Zweige, und ebenso jedes abgeringelten Stückes anzustreben. Doch wird damit die Beweiskraft der Versuche nicht beeinträchtigt, und die Abhängigkeit der Entwicklung am Ringelstück von disponiblem, geeignetem Nährmaterial zeigt auch der Umstand, dass Wurzeln und Knospen an abgeringelten Zweigen der Weide u. s. w. sich um so mehr ausbilden, je grösser das so separirte Stück ist.

Wird einem Stengel ein schraubenförmiges Band aus der Rinde entnommen, so ist eine Ueberführung der Proteinstoffe durch die so behandelte Rinde nur möglich, indem dieselben nicht nur in der Längsrichtung, sondern auch in schiefer Richtung sich fortbewegen. Dass dieses aber geschieht, lehren die seit Hales, Cotta, Knight zahlreich ausgeführten derartigen Ringelversuche. Ebenso zeigen Experimente, in welchen von zwei entgegengesetzten Seiten und in einiger Entfernung übereinander bis über die Hälfte gehende Einkerbungen in den Stengel angebracht wurden, dass sowohl Eiweissstoffe wie Kohlehydrate genügend seitliche Bewegungen ausführen können, um die so behandelten Stengelstücke zu durchwandern. Diese seitliche Bewegung der Proteinstoffe wird vielleicht durch hier und da vorkommende offene Communication benachbarter Siebröhren[3] erleichtert, doch muss gewiss auch eine Durchwanderung von Zellwänden der Elementarorgane des Siebtheiles mitwirken, welche ja ohnehin für Fortschaffung von Proteinstoffen im Cambiform nothwendig ist.

Siebröhren. Die bei Angiospermen ziemlich verbreiteten Siebröhren bieten eine offene Communication durch die siebförmig durchlocherten Platten, deren Durchbohrung allerdings oft sehr fein und in manchen Fällen überhaupt zweifelhaft ist[4]. Vielfach wird im Herbst ein Schluss der Siebporen durch callöse Wucherungen erzielt, jedoch wird mit erwachender Vegetation dieser Callus entfernt, und so die offene Communication wieder hergestellt. Nachdem durch Nägeli[5] und Sachs[6] das Offensein der Siebporen nachgewiesen war, hat Briosi[7] noch gezeigt, dass auch Stärkekörnchen durch die Siebplatten gepresst werden können. Auf diese Weise wird da, wo sie vorhanden, sicher gelegentlich Stärke translocirt, doch sind nach de Bary bei anderen Pflanzen, z. B. bei Vitis, die Stärkekörnchen zum Theil grösser, als die Siebporen. Durch einseitigen Druck kann der schleimige Inhalt hervorgepresst werden, und es ist an Querschnitten eines saftigen Kürbisstengels das Hervortreten einer gewissen Menge des Siebröhreninhaltes leicht zu beobachten. Wird eine einseitige Bewegung des Inhaltes bewirkt, so scheint im Allgemeinen die plasmatische Masse

1) Bot. Ztg. 1858, p. 338. 2) Flora 1863, p. 33.
3) Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates 1880, p. 77.
4) Lit. vgl. de Bary, Anatomie 1877, p. 179.
5) Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1861, I, p. 212.
6) Flora 1863, p. 68. 7) Bot. Ztg. 1873, p. 309.

sich merklich unter der Siebplatte anzuhäufen, welche sie zu durchwandern hat, wohl ein Erfolg der Hemmungen, welche die engen Poren dem Durchtritt entgegenstellen.

Wie unter normalen Verhältnissen sich innerhalb der Pflanze solche Ansammlungen gestalten, ist noch nicht sicher ermittelt und in Verband mit den herrschenden Bewegungsrichtungen gebracht[1]. Vielleicht spielen hier auch aktive Bewegungen des Inhaltes eine Rolle, die wenigstens für Protoplasma nicht selten in einseitiger Ansammlung ihren Ausdruck finden, wie u. a. die Spitze der wachsenden Mycelfäden und Sporangienträger von Mucor schön zeigen kann. Jedenfalls können in Siebröhren Stoffe nach beiden Seiten fortgeschafft werden, doch ist es noch fraglich, ob vielleicht eine einseitig bevorzugte Leitungsfähigkeit besteht. Es muss dahin gestellt bleiben, ob nicht häufiger sehr feine, bisher übersehene Perforationen der Zellwand für die Stoffwanderung in Betracht kommen. Tangl[2] erwähnt eine solche Communication für das Endosperm von Strychnos nux vomica und zwei Palmenarten.

Der Milchsaft liefert in gewissen Pflanzen zweifellos plastisches Material, dürfte indess, wie seine Zusammensetzung verschieden ist, auch physiologisch ungleichwerthig sein und zum mindesten nicht ausschliesslich ernährende Stoffe führen. Harze und ätherische Oele, welche in den Milchsäften der Umbelliferen, wie die daraus gewonnenen Gummiharze lehren, reichlich vorkommen, sind nach anderen Erfahrungen keine nutzbare Nahrung, und für Kautschuk, das ja aus Milchsäften gewonnen wird, muss solches gleichfalls fraglich erscheinen. Neben derartigen Stoffen führen Milchsäfte aber auch grössere oder kleinere Mengen von Glycose, Stärke und anderen Kohlehydraten, sowie von Eiweissstoffen. In dem Milchsaft von Morus alba kann Glycose im Winter nach Faivre 5—10 Proc. der Trockensubstanz ausmachen, und Stärke ist in den Milchzellen von Euphorbia in nicht unerheblicher Menge zu finden, ebenso gehören fettartige Stoffe zu den oft ziemlich reichlich vorkommenden Körpern[3]. In den Milchsäften der Aroideen und Musaceen tritt auch Gerbstoff in reichlicher Menge auf. Am wahrscheinlichsten mag es dünken, dass die milchsaftführenden Behälter (die Milchsaftgefässe, die Milchzellen und die milchsaftführenden Intercellularräume[4]) sowohl zur Vertheilung plastischer Stoffe, als auch zur Aufnahme von Excreten in spezifisch verschiedenem Grade dienen. Eine Verbreitung von Stoffen in der Pflanze muss durch die milchführenden Behälter, welche ja zum guten Theil ein anastomosirendes Netz in der Pflanze bilden, sehr gut bewerkstelligt werden können.

Nährmaterial liefert nach Faivre's[5] Untersuchungen unzweifelhaft der Milchsaft von Tragopogon porrifolius. Die Trübung des Milchsaftes, welche ja als ein Kriterium für den Stoffgehalt angesehen werden kann[6], verschwindet bei dieser Pflanze, wenn Nahrungsmangel eintritt, und kehrt mit der Produktion von Nährstoffen wieder. Faivre fand solchen Verbrauch des Milchsaftes in den im Dunklen und in den am Licht, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre gehaltenen Keimpflanzen, und constatirte ferner die Wiederbildung des normalen Milchsaftes, sobald die Bedingungen für Kohlenstoffassimilation gegeben waren. Weiter bemerkte Faivre einen Verbrauch des Milchsaftes während des schnellen Wachsthums einzelner Organe. Früher schon hatte Faivre[7] durch verschiedene Experimente mit älteren Pflanzen von Ficus elastica und Morus alba eine Verwendung von Milchsaft zu Ernährungszwecken nachgewiesen. Nach den Beobachtungen dieses Forschers an Morus alba scheint der Milchsaft auch ähnliche Translocationen wie Reservestoffe zu erfahren, da während des Winters der Milchsaft im Stamme trüber als im Sommer war, und in den dünnen

1) Vgl. Nägeli, l. c., p. 232; Wilhelm, l. c., p. 55 u. 70.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1880, Bd. 12, p. 178.

3) Analysen von Milchsäften finden sich: de Bary, Anatomie 1877, p. 194; Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 1873. Ausser der hier und in den Arbeiten von Faivre citirten Literatur sei noch hingewiesen auf Boussingault's Analyse der Milch des Kuhbaums, Compt. rend. 1878, Bd. 87, p. 277.

4) Morphologisches bei de Bary, l. c., p. 191, 210, 455; Ueber Milchröhren bei Agaricus, de Bary, Morphologie u. Physiol. d. Pilze u. s. w. 1866, p. 52.

5) Compt. rend. 1879, Bd. 88, p. 369.

6) Nach Faivre coagulirt übrigens der Milchsaft von Morus alba noch, nachdem er seine Trübung eingebüsst hatte.

7) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 33, u. 1869, V sér., Bd. 10, p. 97.

Zweigen, sowie in den Knospen sich im Frühjahr wieder trüberer Milchsaft einfand. Auf eine Verwendung im Stoffwechsel deutet auch hin die Beobachtung Humboldt's[1], nach welcher während des Reifens der Frucht von Carica papaya der Milchsaft wässriger wird, ebenso die von Sachs[2] beobachtete wässrige Beschaffenheit des Milchsaftes in verdunkelten Blüthensprossen einer Pflanze von Ipomaea purpurea, die ausserdem am Lichte sich befand und trüben Milchsaft in den beleuchteten Theilen besass[3].

Nach den mitgetheilten Thatsachen kann ein gewisser Transport plastischer Stoffe in Milchröhren nicht bezweifelt werden. Da sich die Milchröhren vielfach dem Siebtheil der Gefässbündel anschliessen und z. B. bei manchen Papaveraceen die Siebröhren spärlicher werden, wenn Milchröhren reichlicher auftreten[4], so liegt der Gedanke nahe, es dürften die letzteren bis zu einem gewissen Grade die Funktion der Siebröhren vertreten. Zu einer Entscheidung reichen die vorliegenden Thatsachen nicht aus. Allerdings spricht dafür eine Angabe Faivre's[5], nach welcher eine Knospe von Ficus elastica austrieb, die an einem blattlosen Zweigstücke stand, dessen Siebtheile, in Folge der Entfernung eines Rindenringes, nicht mehr mit der übrigen Pflanze communicirten, während durch die nicht auf die Rinde allein beschränkten Milchröhren noch nachweislich Milchsaft in das abgeringelte Zweigstück seinen Weg finden konnte. Nach Hanstein[6] soll freilich eine derartige Abringelung die Entwicklung einer Knospe von Ficus australis gehemmt, und ferner ein kurzes Stengelstück, welches an der Basis eines Stecklings von Ficus carica durch eine Ringelung abgegrenzt wurde, eine nur ganz geringe Wurzelbildung geliefert haben. — Um über den muthmaasslich ungleichen physiologischen Werth des Milchsaftes verschiedener Pflanzen urtheilen zu können, fehlen vergleichende Untersuchungen. Welche Bedeutung aber auch in gegebenen Fällen dem Milchsaft zukommen mag, jedenfalls kann dieser nicht als ein allgemeiner Lebenssaft der Pflanze angesprochen werden, wie es von C. H. Schultz geschah, dessen ungerechtfertigte Ideen von Mohl[7] gebührend zurückgewiesen wurden.

Historisches. Wie, trotz der für ihre Zeit vortrefflichen Auseinandersetzungen Malpighi's über die verschiedenen Bewegungsrichtungen der Nährstoffe in der Pflanze, sich in der Folge eine einseitige und irrige Lehre der Saftcirculation in der Pflanze ausbildete, ist in Sachs' Geschichte der Botanik (p. 494) nachzusehen. Diese Lehre, nach welcher der rohe Saft in dem Innern der Pflanze aufsteigt, der in den Blättern verarbeitete Bildungssaft aber in der Rinde herabgeleitet wird, berührt ja überhaupt nur einen speciellen Fall der Stoffwanderungsvorgänge, der aber in der Folge leider ausschliesslich oder doch zu vorwiegend ins Auge gefasst wurde. Obgleich ja thatsächlich weiterhin, z. B. bei Verwendung von Reservestoffen, anderweitige Stoffbewegungen bekannt waren, so wird doch überall eine befriedigende Darstellung der Gesammtverhältnisse vermisst[8]. Erst Sachs[9] zog in seinen bezüglichen bahnbrechenden Arbeiten die nach Ausgangspunkt und Endziel verschiedenen Modalitäten der Stoffwanderung in Betracht und zeigte, dass es sich durchweg nicht um Zuleitung eines besonderen organischen Bildungssaftes, sondern um Zufuhr verschiedener plastischer Stoffe handle, die auch räumlich getrennt ihrem Ziele zugeführt

1) Vgl. Meyen, Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 408.

2) Experimentalphysiol. 1865, p. 387.

3) Auf das unterbleibende Ausfliessen von Milchsaft aus älteren Blättern von Euphorbia (Senebier, Phys.-chem. Abhandlg. 1785, III. Thl., p. 33; Göppert, Wärmeentwicklung 1830, p. 14) darf kein Gewicht gelegt werden, da dieses wesentlich durch sinkenden Turgor der Gewebe erzielt und ebenso jeden Augenblick durch Welken herbeigeführt werden kann. Eben deshalb hat auch die einfache Angabe Bernhardi's (Beobachtg. über Pflanzensäfte 1805, p. 56) keinen Werth, nach welcher Milchsaft nicht aus älteren Stamm- und Wurzeltheilen von Asclepias ausfliesst.

4) Vgl. de Bary, Anatomie, p. 541.

5) Annal. d. scienc. naturell. 1866, V sér., Bd. 6, p. 39 u. 47.

6) Die Milchsaftgefässe 1864, p. 58.

7) Bot. Ztg. 1843, p. 553.

8) Vgl. z. B. Mohl, Vegetab. Zelle 1851, p. 71; Unger, Anatomie u. Physiologie 1855, p. 329; Th. Hartig, Entwicklungsgesch. d. Pflanzenkeims 1858, p. 69; Bot. Ztg. 1862, p. 82.

9) Keimung d. Schminkbohne, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57; Ueber die Stoffe, welche d. Material zum Wachsthum d. Zellhäute liefern, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, p. 183.

werden können. Hieran anschliessend gab dann Sachs[1] den aus dem Ringelschnitt gezogenen Folgerungen die vorhin mitgetheilte Deutung. Denn wenn auch Mohl[2] zuerst Siebröhren und langgestreckte Zellen des Weichbastes als die speziell leitenden Elementarorgane angesprochen, und Hanstein[3] den exakten Beweis hierfür geliefert hatte, so liessen doch diese Forscher noch einen Bildungssaft (also mindestens die plastischen Stoffe vereint) in den besagten Elementen wandern. Ist nun auch faktisch die räumliche Trennung keine absolute, so wird doch deshalb an der von Sachs gegebenen Interpretation nichts wesentliches geändert. Ebenso ist es nur eine Erweiterung, wenn, wie ich[4] zeigte, Amide in anderen Elementarorganen die Wanderung stickstoffhaltiger Körper vermitteln.

Wanderung der Aschenbestandtheile.

§ 64. Zur Zeit ist noch nicht ausreichend ermittelt, in welcher Form und in welchen Elementarorganen die verschiedenen Aschenbestandtheile translocirt werden. In dieser Hinsicht lassen sich auch keine maassgebenden Schlussfolgerungen aus den Erfahrungen über die Translocation der organischen Stoffe ziehen, die ja in der räumlichen Trennung wandernder stickstofffreier und stickstoffhaltiger Körper selbst lehren, dass ein Zusammenwirken noch kein Zusammenwandern bedingt. Freilich werden Aschenbestandtheile wohl vielfach im Verein, zum Theil vielleicht in chemischer Verbindung mit plastischen organischen Stoffen translocirt werden, doch mangeln eben genügende Erfahrungen, und wenn z. B. der stetige Gehalt von Kaliphosphat in dargestellten Eiweissstoffen vermuthen lässt, dass jenes auch in den wandernden Proteinstoffen nicht fehlt, so wird doch gewiss nur ein Theil des Kalium und der Phosphorsäure auf dem so bezeichneten Wege seinem Ziele zugeführt.

Fassen wir aber die Stoffwanderungsvorgänge im Allgemeinen ins Auge, so sind mannigfache Uebereinstimmungen zwischen Aschenbestandtheilen und organischen Stoffen nicht zu verkennen. Wie gewisse organische Produkte an dem Orte ihrer Entstehung verharren, werden auch gewisse Verbindungen der Aschenbestandtheile dem weiteren Umtriebe in der Pflanze entzogen, während andere zu fernerer Verwendung fortbewegt oder vorläufig als Reservematerial deponirt werden, in welchem begreiflicherweise alle nothwendigen Aschenbestandtheile vertreten sind. Mit der Verwendung der Reservestoffe macht sich dann eine ungleiche Bedeutung verschiedener Elementarstoffe bemerklich, die allgemein in dem Stoffwechsel der Pflanze hervortritt. Während von Kalium und Phosphorsäure, auch von Magnesium eine verhältnissmässig grosse Menge aus Samenlappen oder aus anderen Magazinirungsorten zu den Verbrauchsstätten wandert, bleibt relativ viel Calcium zurück. Dieses Element wird eben im Stoffwechsel reichlich in Verbindungen übergeführt, welche an dem Orte ihrer Entstehung dauernd verharren, während von den anderen genannten Körpern zwar auch ein gewisses Quantum in jeder lebendigen Zelle zurückgehalten, jedoch nicht so dauernd fixirt wird, da mit dem herannahenden Ende einer Zelle insbesondere Kalium und Phosphorsäure, im Verein mit anderen plastischen Materialien, theilweise entleert und wieder in anderen Elementarorganen verwendet

---

1) Flora 1863, p. 32. 2) Bot. Ztg. 1855, p. 897.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392. Aeltere Literatur und Ansichten sind hier zusammengestellt.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 538.

werden. Gänzlich wird freilich kein nothwendiger Stoff im normalen Gang des Pflanzenlebens aus lebendigen oder absterbenden Zellen entführt, nur verhältnissmässig viel Kalium und Phosphorsäure wandern aus, wenn Blätter dem Absterben entgegengehen oder Reservestoffe aus Samenlappen oder Endosperm entleert werden, überhaupt wenn eine Translocation der in einem Pflanzentheile vereinten Stoffe zu Wege kommt.

Wo es sich um Verwendung von Reservestoffen handelt, bewegt sich natürlich auch Calcium des aufgespeicherten Vorrathes zu den Verbrauchsorten, doch macht sich der bezeichnete Unterschied auch hier entschieden geltend. Denn während, wie Schröder[1]) fand, in Keimpflanzen der Schminkbohne aus den bereits im Schrumpfen begriffenen Cotyledonen nur die Hälfte des Calciums entleert war, fand sich von der ursprünglich vorhandenen Phosphorsäure nur noch $^1/_4$, von Kalium, Magnesium (auch Natrium) nur noch $^1/_3$ in den Samenlappen und nicht mehr war auch von den stickstoffhaltigen Substanzen in die Keimpflanze übergegangen[2]). In Laubblättern dagegen, die ja keine Reservestoffe aufspeichern, und durch welche die zur Magazinirung im Samen kommenden Aschenbestandtheile nicht nothwendig passiren müssen, ist keinmal eine Abnahme, meist bis zum beginnenden Absterben eine Zunahme des Calciums (ebenso der Kieselsäure) zu bemerken. Dagegen scheinen Phosphorsäure und Kalium, desgleichen die Stickstoffsubstanz zumeist schon im Juli und August etwas sich zu verringern, um dann, mit Herannahen des herbstlichen Absterbens, noch reichlicher in die perennirenden Theile überzugehen. Magnesium zeigt sich hier nur wenig beweglich, da der Gehalt an diesem Elemente in den Blättern nur etwas oder gar nicht abnimmt[3]). Da Magnesium wesentlich in löslicher Form in der Pflanze vorzukommen scheint, so ergibt sich, dass die Existenz löslicher Verbindungen nicht allein entscheidend ist. In abgestorbenen Zellen freilich werden, wenn sie im Innern der Pflanze eingeschlossen und von Wasser durchtränkt bleiben, unvermeidlich weiterhin lösliche Verbindungen fortgeführt, während das reichliche Vorkommen ungelöster Calciumverbindungen das Auswaschen dieses Elementes hindert.

Die Beziehungen zwischen organischen Stoffen und Aschenbestandtheilen sprechen sich auch in der Gesammtzunahme aus, welche beide in der Pflanze erfahren. In irgend einer Phase der Entwicklung erreicht die Produktion organischer Substanz, resp. die Aufnahme dieser in chlorophyllfreie Pflanzen ein Maximum und eben dieses trifft zu für die Aufnahme von Aschenbestandtheilen aus dem umgebenden Medium, ohne dass übrigens der grösste Gewinn an organischer Substanz und an Aschenbestandtheilen auf dieselbe Zeit fallen muss. Weiterhin ist bei geringer oder auch ohne Zunahme von Trockensubstanz die Translocation der wanderungsfähigen Stoffe in ausgiebiger Weise thätig, um diese ihren endlichen Zielen, den noch intensiv thätigen Organen, insbesondere auch den Aufspeicherungsorten der Reservestoffe zuzuführen. Das dauert noch

---

1) Versuchsstat. 1868, Bd. 10, p. 463.

2) Aehnliches wird beim Austreiben von Aesten beobachtet. Schröder, Forstchem. u. pflanzenphysiol. Unters. 1878, I, p. 77. Ferner beim Austreiben von Knollen u. s. w.

3) Lit.: Zöller, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 231; Rissmüller, ebenda 1874, Bd. 17, p. 17; Dulk, ebenda 1875, Bd. 18, p. 188; Flêche u. Grandeau, Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 486.

fort, wenn bereits einzelne Pflanzenglieder ihr Lebensende fanden, sowie ja auch in abgeschnittenen Pflanzentheilen die wanderungsfähigen Stoffe weitergeschafft werden. Diese sammeln sich u. a. bei den Getreidearten mehr und mehr in der Aehre und zuletzt entziehen die Früchte den übrigen Blüthentheilen das noch disponible Material, auch wenn die Aehre vom Halme getrennt wurde [1]).

Die Zeit ausgiebigster Produktion ist natürlich ebenso spezifisch verschieden, wie die Aufnahme von Aschenbestandtheilen. Jene ist von der Thätigkeit der Blätter abhängig und fällt im Allgemeinen mit der reichlichsten Entwicklung dieser zusammen. Die Aschenbestandtheile scheinen in unsere Getreidearten unter normalen Verhältnissen zum grössten Theil mit Beendigung der Blüthezeit eingetreten zu sein. Entsprechend der schon in frühen Entwicklungsstadien ansehnlichen Aufnahme, vermögen Pflanzen, wenn sie zuerst in wässriger Nährlösung gehalten, aber schon vor dem Blühen in reines Wasser gebracht werden, doch ihre Entwicklung vollständig abzuschliessen. In einem Culturboden werden gewöhnlich bis in die letzten Reifestadien Aschenbestandtheile, wenn auch meist zuletzt in geringer Menge aufgenommen, doch wurde auch unter solchen Bedingungen endlich eine Constanz oder sogar eine geringe Abnahme der Gesammtasche in einzelnen Fällen beobachtet. Eine solche Abnahme trifft aber natürlich diejenigen Pflanzenglieder, welche das zur Aufspeicherung in den Reservestoffbehältern bestimmte Material abgeben. Wie hierbei verschiedene Elementarstoffe ungleich betroffen werden, so ist auch das Verhältniss, in welchem die einzelnen Aschenbestandtheile in die Pflanze von Aussen eintreten, während der Entwicklung der Pflanze mannigfachem Wechsel unterwerfen. Allgemeine Regeln lassen sich in dieser Hinsicht zur Zeit um so weniger aufstellen, als auch die Zusammensetzung der Nährlösung augenscheinlich einen wesentlichen Einfluss ausübt auf die absoluten und relativen Mengen, welche von den einzelnen Aschenbestandtheilen aufgenommen werden.

Wir müssen uns hier auf obige ganz summarische Angaben über die Aufnahme der Aschenbestandtheile von Aussen und ihre Wanderung innerhalb der Pflanze, wie sich solche aus der quantitativen Analyse getrennter Pflanzentheile ergibt, beschränken. An verschiedenen Pflanzen und selbst an verschiedenen Individuen derselben Species wurden mannigfache Abweichungen beobachtet, wie ein Studium der bezüglichen Literatur lehren kann. Diese ist zum Theil citirt in E. Wolff, Aschenanalysen 1871, p. 183. Zur Orientirung zu empfehlen sind folgende auf Getreidearten bezügliche Arbeiten: Arendt, Das Wachsthum d. Haferpflanze 1859; Fittbogen, Versuchsstat. 1864, Bd. 6, p. 474 u. ebenda 1870, Bd. 13, p. 100; Pierre, Rech. sur le développement du ble 1866; Knop u. Dworzak, Bericht d. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig 1875, I, p. 76. Aehnlich gestalten sich die Verhältnisse, wenn zugleich perennirende Theile mit Reservestoffen zu versorgen sind. Belege liefern u. a. Wunder (Versuchsstat. 1861, Bd. 3, p. 19) für Rübe, E. Wolff (Mitthlg. aus Hohenheim 1860, Heft 5, p. 181) für Kartoffel; H. Schultz (Versuchsstat. 1867, Bd. 9, p. 203) für Cichorie [2]).

Kalium und Phosphorsäure. Da in jugendlichen Organen sowohl Kalium und Phos-

---

1) Lit. über Nachreifen: de Candolle, Pflanzenphysiol. Bd. 2, p. 182; Lucanus, Versuchsstat. 1862, Bd. 4, p. 147; Siegert, ebenda 1864, Bd. 6, p. 134; Heinrich, Annal. d. Landwirthschaft 1871, Bd. 57, p. 31; Nowacki, Unters. über das Reifen d. Getreides 1870; Nobbe, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 277.

2) In diesen Arbeiten ist zum Theil auch die Zunahme an organischer Substanz beachtet, über die u. a. auch Auskunft geben Bestimmungen von Boussingault, Agronomie, Chim. agricole u. s. w. 1874, Bd. 5, p. 135, u. Kreusler, Landwirthsch. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 548.

phorsäure, als auch stickstoffhaltige Körper sich reichlich einfinden[1], so wirken diese Stoffe offenbar bei der Ausbildung der Zellen zusammen. Mit der Ausbildung scheint ein Theil des Kaliums und der Phosphorsäure wieder disponibel werden zu können, da in Baumblättern schon im Juli eine kleine Abnahme, freilich mit gleichzeitiger Auswanderung von etwas Stickstoffsubstanz mehrfach beobachtet wurde. Ist nach diesen und anderen Erfahrungen (§ 51) ein Zusammenhang zwischen Proteinstoffen und Phosphorsäure nicht zu bezweifeln, so muss dieserhalb doch noch nicht ein constantes Verhältniss zwischen dem Gesammtgehalt an Stickstoff und Phosphorsäure bestehen, und ein solches ist um so weniger zu erwarten, als der Phosphorsäure wohl gewiss verschiedene Funktionen zufallen. Suchten W. Mayer[2] u. A. eine solche Relation darzuthun, so haben doch vermehrte Erfahrungen gezeigt[3], dass das Verhältniss zwischen Stickstoff und Phosphorsäure in derselben Pflanzenart erheblichen Schwankungen unterliegt.

Fallen Blätter in Folge einer Sommerdürre, ohne eine vorausgehende Desorganisation des Chlorophylls ab, so unterbleibt nach G. Kraus[4] eine Auswanderung der Stickstoffsubstanz und der Phosphorsäure, während Kalium sich vermindern soll. Besonders sicher gestellt sind diese Schlüsse übrigens nicht, da sie nur aus dem Vergleich sommerdürrer und herbstlicher Blätter entnommen sind und die Gesammtmenge der Asche, sowie die Relationen der einzelnen Elemente in der Zwischenzeit Schwankungen unterliegen, zudem individuelle Differenzen zeigen. Schon dieserhalb darf man in obigen Resultaten nicht einen endgültigen Beweis sehen, dass Kalium im Verbande mit der Stärke entleert wurde, welche während des Eintritts der Sommerdürre freilich verschwand.

Jedenfalls kommen auch Wanderungen von Kalium aus der ganzen Pflanze oder aus einzelnen Organen zu Wege, ohne dass gleichsinnig Kohlehydrate translocirt werden. Denn nach Fittbogen[5] trat aus Gerstenpflanzen, während an diesen die eben sichtbaren Aehren bis zur Beendigung der Blüthe sich entwickelten, Kalium in den Boden zurück. Ferner verloren nach Arendt[6] die Aehren der Haferpflanze nach beendigter Blüthe eine merkliche Menge von Kalium, das also in einer, den einwandernden Kohlehydraten und Proteinstoffen gerade entgegengesetzten Richtung in die Pflanze zurückgelangte. Offenbar kommen aber solche Wanderungen des Kaliums nur unter besonderen Verhältnissen vor, da in anderen Fällen dasselbe Element bis zur Reife in den Aehren des Weizens[7] zunahm. Vielleicht ist das Resultat von der Form, in welcher die Kalisalze geboten werden, abhängig, da ja, wie die früher (§ 12) mitgetheilte Ausbildung alkalischer, resp. saurer Beschaffenheit der Nährlösung zeigt, die Zusammensetzung dieser auf Aufnahme und Ausscheidung der Elementarstoffe einen wesentlichen Einfluss hat. Auch andere Aschenbestandtheile bieten nach den citirten und anderen Arbeiten zuweilen ähnliche Abweichungen bezüglich der Zunahme, resp. Abnahme in den Organen einer Pflanze.

Mikrochemisches. Indem man Gewebeschnitte mit einer Mischung von Magnesiasulfat, Ammoniak und Chlorammonium behandelt, kann man die Existenz von Phosphorsäure in den anschliessenden Krystallen von phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia erkennen, und diese Krystalle kennzeichnen auch das Vorhandensein von Magnesia, wenn man eine Mischung von Ammoniumphosphat, Chlorammonium und Ammoniak verwendet. Freilich wird dabei auch Calciumphosphat gefällt, doch erlauben bei einigermaassen guter Ausbildung die Formen der Kryställchen eine Unterscheidung, und ferner ist Calcium als Oxalat durch eine ammoniakalische oder mit Essigsäure angesäuerte Lösung von Oxalsäure zu erkennen[8]. Auf diese Weise konnte ich ermitteln, dass Phosphorsäure, Calcium und

---

1) Belege sind in den citirten Arbeiten zu finden. Ferner bei Corenwinder, Annal. d. scienc. naturell. 1860, IV sér., Bd. 14, p. 39.

2) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1857, Bd. 101, p. 129.

3) Vgl. z. B. Siegert, Versuchsstat. 1861, Bd. 3, p. 147; Ritthausen u. Pott, ebenda 1873, Bd. 16, p. 398.

4) Bot. Ztg. 1873, p. 401.

5) Versuchsstat. 1870, Bd. 13, p. 120 u. 129.

6) Wachsthum d. Haferpflanze 1859, p. 152.

7) Pierre, Rech. s. l. développ. du blé 1866, p. 86; Heinrich, Jahrb. d. Agrikulturch. 1870—72, p. 121.

8) Vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 472.

Magnesia sowohl im Siebtheil, als auch in lebendigen Markzellen reichlich vorhanden sind, und dieserhalb sich auch entsprechende Kryställchen schon beim einfachen Zusatz von ammoniakalischem Chlorammonium bilden. In älteren Holztheilen ist die entschiedene Abnahme von Magnesium und Phosphorsäure zu constatiren, während Calcium sich sehr reichlich vorfindet. Da die Kryställchen nicht schnell genug entstehen und so auch ausserhalb der mit Zusatz des Reagens getödteten Zellen anschiessen, empfiehlt es sich, die einzelnen Gewebeformen getrennt der Untersuchung zu unterwerfen.

Ursachen der Stoffwanderung.

§ 65. Spezifische diosmotische und stoffumwandelnde Eigenschaften der Elementarorgane, welche wir in Kap. II als Ursachen für Aufnahme und Anhäufung, resp. für Ausgabe und Auswandern von Stoffen kennen lernten, bedingen auch die in der Stoffwanderung sich bietenden Verhältnisse. Um diese aus jenen Principien zu verstehen, bedarf es nur der Anwendung derselben auf bestimmte Fälle. Insbesondere finden wir häufig nur bestimmte Gewebecomplexe zur Fortbewegung plastischer Stoffe benutzt. Dabei besteht kein principieller Unterschied zwischen der Wanderung von Zelle zu Zelle und in Siebröhren oder anderen langgestreckten Elementarorganen. In diesen können allerdings Körper auf weite Strecken ohne Durchwanderung von Zellwänden fortgeschafft werden, indess ist Durchwanderung immer erforderlich, um die zu translocirenden Stoffe in die fraglichen Elementarorgane zu befördern und ferner durch Vermittlung anderer Zellen den Verbrauchs- und Magazinirungsorten zuzuführen. Die partielle räumliche Trennung aber, welche die in den Reservemagazinen vereinten Stoffe auf ihren Wanderungsbahnen erfahren, entspringt, wie das Wahlvermögen überhaupt, gleichfalls den spezifischen Eigenschaften und Thätigkeiten der Elementarorgane.

Verwandelt von zwei in einer Flüssigkeit befindlichen Zellen die eine ausschliesslich, resp. vorwiegend einen gelösten Stoff in nicht diosmirende Form, so wird in dieser Zelle sich endlich die ganze, resp. die grössere Menge des fraglichen Körpers ansammeln, wenn auch dieser in beide Zellen mit gleicher Leichtigkeit diosmotisch eindringen kann. Dasselbe aber muss erreicht werden, wenn sich in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwand ein aus einer Zelle austretender oder von Aussen aufgenommener Stoff verbreitet und so in Kontakt mit Protoplasmakörpern ungleicher Eigenschaften gelangt. Sind die stoffumwandelnden Thätigkeiten in den in Frage kommenden Elementarorganen verschieden, so kann eine partielle oder totale räumliche Trennung erzielt werden, ohne dass eine differente diosmotische Fähigkeit bestehen muss, welche, wenn sie existirt, allerdings auch mitwirkend oder auch entscheidend eingreifen kann.

Nach gleichem Prinzip kommt auch die Einschränkung wandernder Stoffe auf bestimmte Gewebezüge zu Stande, mag es sich nun um Stärke, Glycose, Asparagin, Eiweissstoffe oder andere Körper handeln. Kann die unlösliche Stärke nicht diosmiren, so lehrt doch auch die oft ansehnliche Anhäufung von Glycose oder Asparagin, dass diese Stoffe in nicht diosmirender Form in den Zellen sich finden, und die im Kap. II erwähnten direkten Versuche haben dasselbe bestätigt. Um aber den Uebergang von Zelle zu Zelle zu ermöglichen, ist Bildung diosmirender Substanz unerlässlich, und damit sind die für Einengung nothwendigen Bedingungen als Thatsache erwiesen. Denn die diosmirende Sub-

stanz muss ja wieder innerhalb der Zelle zur Diosmose unfähig werden, und was bei der Stärke durch Bildung eines unlöslichen Körpers erreicht wird, muss für die gelöst bleibenden Stoffe auf irgend eine andere Weise erzielt werden. Da die in den Protoplasmakörper nicht eindringende Glycose sich nachweislich in der Imbibitionsflüssigkeit der Zellwände leicht verbreitet, so wird dieses sicher auch jeder, den Uebergang von Zelle zu Zelle vermittelnder Körper thun, und dass dieser nicht in das angrenzende Gewebe gelangt, kann in der Qualität der Zellwandungen sicher nicht begründet sein. Es wird solches indess auch dann erreicht werden, wenn von dem diosmirenden Körper immer nur wenig in die Zellwandung tritt, und die osmotische Bewegung nach den ansammelnden Nachbarzellen ansehnlich genug ist, um eine weitgehende Ausbreitung innerhalb der Zellwandungen zu verhindern. Eine solche Ausbreitung in der Imbibitionsflüssigkeit geht, sofern nicht Wasserströmungen wirksam sind, ohnehin nur ziemlich langsam von statten. Deshalb muss es auch von Bedeutung sein, dass die hauptsächlichste Wasserbewegung in den Elementarorganen des Holzkörpers zu Wege kommt, welche als Bahnen für die Translocation plastischer Stoffe im Allgemeinen nicht benutzt werden [1].

Natürlich müssen die leitenden Gewebe an dem Ausgangspunkt wanderungsfähige Stoffe geliefert bekommen, die am Endziele consumirt, resp. magazinirt werden. Ferner muss in derselben Zelle die diosmirende Form eines Körpers in die nicht diosmirende Form übergeführt, sowie auch die umgekehrte Verwandlung vollzogen werden. Fordern diese Vorgänge auch einen gewissen Arbeitsaufwand, der vielleicht vielfach weit geringer ist, als in den die Stärke treffenden bezüglichen Metamorphosen, so ist doch jener geboten, um die Einschränkung der wandernden Stoffe auf gewisse Bahnen zu erreichen. Ohne die hieraus entspringenden Vortheile weiter zu discutiren, ist doch einleuchtend, wie mit der Einschränkung zugleich erreicht wird, dass die wandernden Stoffe durch Wasser nicht entzogen werden können und somit den in Wasser wachsenden Pflanzen und Pflanzentheilen erhalten bleiben (vgl. § 9).

Die Abhängigkeit der Einengung in bestimmte Wanderungsbahnen von der anhäufenden Thätigkeit in bestimmten Zellen ergibt sich noch weiter aus den schon mitgetheilten Thatsachen, nach welchen Stärke auf die Stärkescheide, Glycose wenigstens auf die dem Gefässbündel benachbarten Gewebe beschränkt zu sein pflegt, wenn nur geringe Mengen dieser Körper wandern, während mit reichlicher Wanderung auch benachbarte Gewebe als leitende Bahnen benutzt werden. Offenbar steht also der Ausbreitung von Glycose in die eventuell davon frei bleibenden Gewebe ein Hinderniss nicht im Wege, und wir müssen die Einengung von Glycose oder Stärke auf einzelne Zellenzüge als eine Folge relativ überwiegender osmotischer Anziehungskraft (die von Umwandlung der diosmirenden Produkte abhängt) ansehen, welche es der Stärkescheide und benachbarten Zellen ermöglicht, bei geringerer Stoffmenge fast alles an sich zu reissen.

Zur Vermittlung des Ueberganges von einer Zelle in eine andere bedarf es der Ansammlung einer mikrochemisch nachweisbaren Menge eines Stoffes innerhalb der Zellwand nicht, so wie ja auch im Vegetationspunkt der Wurzel

---

1) Die für Einschränkung der wandernden Stoffe in bestimmte Bahnen maassgebenden Ursachen habe ich entwickelt in Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 111.

und des Stengels ein Nachweis von Stärke oder Glycose nicht gelingt, wenn auch diese Stoffe unzweifelhaft als Nährmaterialien zugeführt werden. Auch erscheint nicht selten eine Bahn unterbrochen, obgleich durch Elementarorgane des die einzige Verbindung herstellenden Gliedes Nährstoffe nothwendig wandern müssen. So findet man öfters in längeren Wurzeln von Keimpflanzen Glycose und Stärke nur gegen die Spitze hin, während rückwärts, vielleicht bis zum Stämmchen, nichts von jenen Stoffen nachzuweisen ist. Ferner ist, insbesondere wenn Blätter schwächer beleuchtet werden, im Gewebe des Blattstiels zuweilen nichts von Stärke oder Glycose zu entdecken, obgleich Assimilationsprodukte zweifellos auf diesem Wege dem Stamme zugeführt werden[1]). Mag nun in der unterbrochenen Wegstrecke Stärke oder Glycose in zu geringer Menge oder eine dem Nachweis sich entziehende andere Verbindung vorhanden sein, jedenfalls sind spezifische Eigenschaften der betheiligten Elementarorgane für eine solche Vertheilung maassgebend, aus welcher auch zu entnehmen ist, dass am Entstehungsorte nachweisliche Mengen der Produkte nicht vorhanden sein müssen[2]).

Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass der Bau der leitenden Elementarorgane die Einengung in Bahnen begünstigt. So ist in der Richtung der Längsstreckung die Fortbewegung in Zellen und Zellfusionen erleichtert. Ferner wird, falls cuticularisirte oder verkorkte Wandungen in Betracht kommen, die Stoffwanderung in einer durch diese führenden Richtung wesentlich erschwert sein (§ 10), und offenbar kommt solches in Algenfäden oder in wasserumspülten Organen, deren peripherische Zellen Stoffe zu translociren haben, vortheilhaft zur Geltung. Vielleicht gewinnt auch die im Innern mancher Pflanzen vorkommende verkorkte Endodermis[3]) eine gewisse einengende Bedeutung. Ausserdem ist es eher wahrscheinlich, dass sich wenigstens zeitweise in der Struktur des Protoplasmakörpers Verhältnisse herstellen, vermöge welcher Aufnahme, resp. Ausgabe von Stoffen nach einer bestimmten Richtung hin gefördert wird. Wie über diesen Punkt, ist auch Sicheres darüber nicht bekannt, ob Elementarorgane gleich gut in entgegengesetzter Richtung leiten oder ob in dieser Hinsicht Differenzen bestehen. Thatsächlich steht für eine Anzahl Fälle fest, dass in denselben Elementarorganen die gleichen Stoffe sowohl vorwärts als rückwärts wandern können, und vielleicht bewegen sich recht häufig verschiedene Stoffe in denselben Zellzügen gleichzeitig nach gerade entgegengesetzter Richtung. Diese Erfahrungen sprechen nicht gerade dafür, dass vermöge des Baues der einzelnen Elementarorgane einer Vorwärtsbewegung grössere Widerstände entgegenstehen, als einer Rückwärtsbewegung. Auf einige Experimente, welche auf einseitig begünstigte Bewegung durch Siebplatten deuten, möchte Briosi[4]) selbst keinen Werth gelegt wissen.

Durch das Zusammenwirken der für die Stoffwanderung maassgebenden Ursachen kommen allerdings Bewegungen nach den verschiedensten Richtungen

---

1) Weitere Beispiele finden sich in den Arbeiten über Stoffwanderung von Sachs u. A. Vgl. u. a. de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1879, Bd. 8, p. 444.

2) Schulze (Landwirthschaftl. Jahrb. 1880, Bd. 9, p. 33) ist deshalb im Irrthum, wenn er glaubt, aus der Anhäufung des Asparagins im hypocotylen Glied auf wesentliche Bildung jenes Stoffes ausserhalb der Cotyledonen schliessen zu müssen.

3) Vgl. de Bary, Anatomie p. 130.

4) Bot. Ztg. 1873, p. 334.

zu Stande, deren Realisirung, wie bemerkt, eher dagegen spricht, dass Elementarorgane vermöge ihrer Struktur (natürlich wird hier abgesehen von ihrer Thätigkeit) nach entgegengesetzter Richtung ungleich günstige Leitungswege vorstellen. So kann, wie schon in § 62 mitgetheilt wurde, eine Rückwanderung von Reservestoffen schon im Sommer erzielt werden, falls durch Entblättern ein Austreiben von Knospen bewirkt wird, und, soweit bekannt, vollzieht sich diese Auswanderung in denselben Bahnen, welche die plastischen Stoffe zu den Magazinirungsorten führten. Ebenso wird die Fähigkeit, sogar nach verschiedenen Richtungen Stoffe transportiren zu können, angezeigt durch die plastischen Stoffe, welche nach Wunden oder nach beliebigen Stellen wandern, an denen Wachsthum hervorgerufen wurde.

Wie verwickelt auch immer das in § 62 angedeutete Spiel von Wechselwirkungen sein mag, so liegt doch in den oben genannten Fällen in dem mit Stoffumwandlungen verbundenen Wachsen die nächste Ursache für die Stoffwanderung, welche freilich selbst wieder eine Bedingung für die Fortdauer des Wachsens und damit dauernder Stoffbewegung ist. Bei solcher Gegenseitigkeit kann natürlich in anderen Fällen, sofern das Wachsen durch Mangel geeigneten Materiales sistirt war, eine Zufuhr von Nährstoffen die primäre Ursache des Wachsens werden. Oft aber tritt das Causalitätsverhältniss nicht bestimmt hervor. So ist es auch bei mannigfachen Erfolgen der Ringelung von Zweigen und Zweigstücken[1], wobei zudem noch besondere, durch die Verletzung erzielte Eigenheiten mitwirken. Da aber diese Erfolge sich bis jetzt nicht in die bestimmenden Faktoren genügend zergliedern lassen, kann man auch nicht, wie es wohl geschehen, als einzige Ursachen Stoffwanderungsvorgänge ansprechen.

Wie das Wachsen, ist auch Aufspeicherung und Consum der Nährstoffe, sind überhaupt die Stoffwanderungsvorgänge vom spezifischen Entwicklungsgang des Organismus abhängig. Wenn so im jährlichen periodischen Gang des Pflanzenlebens eine Magazinirung von Reservestoffen erstrebt wird, zugleich aber ein zu ungewöhnlicher Zeit hervorgerufenes Austreiben von Knospen Nährmaterial in Anspruch nimmt, so tritt ein Konflikt zwischen zwei antagonistischen Bestrebungen ein, der an entblätterten Bäumen, wie der Erfolg lehrt, zu Gunsten der consumirenden Organe ausfällt. Ein solcher Widerstreit macht sich übrigens überall geltend, wo eine Nährstoffquelle gleichzeitig verschiedene Organe zu versorgen hat, so z. B. in einer Keimpflanze, deren Stengel und Wurzel Nahrung bedarf, und ebenso in der Pflanze, deren Früchte und perennirende Rhizome zugleich aus den producirenden Blättern Reservestoffe erhalten. In solchen normalen Vorgängen ist in den Eigenheiten des Entwicklungsganges dafür gesorgt, dass nicht die Thätigkeit eines zum Leben bestimmten Organes einem anderen Gliede des Körpers zum Nachtheil geräth. Nicht so unter abnormen Bedingungen. Beispielsweise sterben die zuerst entfalteten Blätter einer ohne Stickstoffnahrung in Wasser cultivirten Pflanze frühzeitiger als sonst ab, während ihnen die wanderungsfähigen Stickstoffverbindungen durch jugend-

1) Literatur bei Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860, Bd. 2, p. 392; Vöchting, Organbildung im Pflanzenreich 1878. Ferner de Candolle, Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 122; Hartig, Bot. Ztg. 1858, 1862 u. 1863. — Ueber einzelne Punkte wird im II. Bd. gesprochen werden.

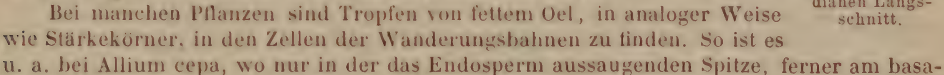
lichere Organe entrissen werden. Ferner ist lange bekannt, dass in der Luft hängende saftige Pflanzen noch längere Zeit an der Spitze fortwachsen, während ihre älteren Theile schrumpfen[1] und ausser Wasser auch Aschenbestandtheile[2], sicher auch organische Stoffe, den damit sich ernährenden, sich entwickelnden Theilen liefern. Ueberhaupt vermögen thätigere und lebenskräftigere Organe disponibles Nährmaterial weniger thätigen oder dem Absterben entgegen gehenden Gliedern zu entziehen.

Die diosmirenden Körper. In welcher Form die löslichen Körper oder die Lösungsprodukte diosmiren, ist, wie schon in § 9 erörtert wurde, zur Zeit noch nicht festgestellt. Um sich anzusammeln, darf ja die in der Zelle gegebene Lösung der Glycose nicht diosmiren. Glycose oder andere gelöste Stoffe müssen aber deshalb noch nicht nothwendigerweise eingreifende Metamorphosen erfahren, um in die Plasmamembran passirende Körper überzugehen. Denn solches könnte möglicherweise schon mit Zertrümmerung von Molekülaggregaten erreicht werden, welche in Lösung bestanden und sich nach Durchwanderung wieder bildeten. Denkbar wäre ferner, dass gleichsam eine mechanische Durchpressung der gelösten Moleküle durch die Grenzschicht des lebensthätigen Protoplasmas zu Wege käme, in analoger Weise, wie solches als Thatsache beim Eindringen von Stärkekörnern und anderen festen Körpern in das Protoplasma beobachtet werden kann.



Fig. 35. Junge Keimpflanze von Zea mais im medianen Längsschnitt.

Da Glycose in Zellen der Wanderungsbahnen sich reichlich anhäuft, ist es natürlich nicht auffallend, wenn jene in Zellen der Zwiebeln und anderen Pflanzen als Reservematerial sich ansammelt, und wenn Einwanderung oder Auswanderung durch Glycose vermittelt wird[3]. Um Stärke in diosmirende Form zu bringen, ist eine lösliche Produkte liefernde Metamorphose unerlässlich. Mit der Umwandlung in Glycose ist aber der thatsächlich diosmirende Körper nicht eher präcisirt, als bis für jene die Art des osmotischen Durchgangs durch das Hyaloplasmahäutchen ermittelt ist. Einen bestimmten Aufschluss gewährt auch nicht das interessante Verhalten der Keimpflanzen von Zea mais (vgl. Fig. 35) und Triticum vulgare, welches Sachs[4] kennen lernte. Im Endosperm (*e*) der Samen dieser Pflanzen bildet sich Glycose, im leitenden Gewebe des Schildchens (*s*) aber tritt Stärke reichlich auf, während in den Epithelzellen des Schildchens weder Stärke noch ein Kupferoxyd reducirender Körper zu finden ist. Ein solcher könnte übrigens hier, wie in anderen unterbrochenen Wanderungsbahnen, in einer für den Nachweis unzureichenden Menge vorhanden sein. Beiläufig bemerkt, pflegt die wandernde Stärke kleinkörniger, öfters sogar sehr viel feinkörniger zu sein, als die für längeren Aufenthalt in den Zellen bestimmte Stärke.



Bei manchen Pflanzen sind Tropfen von fettem Oel, in analoger Weise wie Stärkekörner, in den Zellen der Wanderungsbahnen zu finden. So ist es u. a. bei Allium cepa, wo nur in der das Endosperm aussaugenden Spitze, ferner am basa-

---

1) Lit. bei de Candolle, Pflanzenphysiolog. 1833, Bd. I, p. 176. Dahin gehört auch das in § 21 erwähnte Schrumpfen einer Kartoffel bei Entwicklung ihrer Triebe.

2) Festgestellt von C. Sprengel, Die Lehre vom Dünger 1839, p. 47. — Hierher gehört auch der Stoffumtrieb, welcher in Kartoffeln sich abspielt, die beim Austreiben im Dunklen wiederholt Knollen bilden. Schacht, Bericht über die Kartoffelpflanze 1856, p. 6; Hanstein, Sitzungsb. d. niederrhein. Ges. 13. Febr. 1871 u. a. — Theilweise wenigstens gehört hierher auch eine von Unger (Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1852, Bd. 9, p. 885) u. Prillieux (Compt. rend. 1870, Bd. 71, p. 81) beobachtete Erscheinung. Erheblich gewelkte Blätter werden nämlich unter Mitwirkung der sich als Gleichgewichtszustand herstellenden Wasservertheilung, ohne Aufnahme von Wasser in die abgetrennten Zweige, wieder straff, wenn diese in dampfgesättigte Luft gebracht werden.

3) Vgl. z. B. Sachs, Flora 1862, p. 328.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 249, u. Flora 1863, p. 71.

len Theil des Samenlappens etwas Glycose vorhanden ist, diese und ebenso Stärke aber in dem langen zwischenliegenden Theil des Samenlappens fehlen, dessen leitende Parenchymzellen während der Ueberführung der Reservestoffe in die Keimpflanze reichlich Oeltropfen führen[1]. Auch bei Keimung von Ricinus sind die bei Ueberführung von Reservestoffen nothwendig zu durchlaufenden Gewebe in den Cotyledonen ölführend, und ebenso scheint fettes Oel in der Pinie und manchen anderen Keimpflanzen die Wanderung der als Reservematerial aufgespeicherten Fette zu vermitteln[2]. Ob hier das Oel als solches oder ob ein Stoffwechselprodukt desselben von Zelle zu Zelle übergeht, ist noch fraglich. Ein Durchtritt von Oel durch Zellwand wäre immerhin möglich, sofern das imbibirende Wasser durch jenes verdrängt wird, und eine solche Imbibition durch wachsartige Stoffe geschieht ja thatsächlich bei der Ausbildung der Cuticula[3].

Ueber die Form, in welcher Proteinstoffe aus und in Zellen gelangen, bestehen gleichfalls noch Zweifel. Die Proteinstoffe diosmiren schon durch Zellwände verhältnissmässig schlecht, und in wie weit Peptone gut diosmirende Körper sind, ist noch fraglich (§ 59). Bemerkenswerth ist übrigens die schon § 9 mitgetheilte Bemerkung Nägeli's, dass Gährthätigkeit, sowie alkalische Reaktion der umgebenden Flüssigkeit, den Austritt von Proteinstoffen aus Hefezellen begünstigen, denn möglicherweise sind allgemeine Bedingungen für Uebergang von Eiweissstoffen in andere Zellen durch die in der lebendigen Pflanze gebotenen Zustände und Thätigkeiten gegeben. Die Eiweissstoffe dürften wohl, so möchte ich glauben, vielfach ihren Weg bis zur Zellhaut finden, indem sie, durch molekulare Anziehungskräfte getrieben, sich gleichsam mechanisch zwischen die constituirenden Micellen der Plasmamembran drängen. Die Zellhaut gestattet immerhin merklichen Durchgang, und vielleicht ermöglicht die Quellung jener, dass bei der Befruchtung plasmatische Massen sich direkt durch die Wandung des Pollenschlauches drängen können[4].

Die Gleichzeitigkeit von Bildungs- und Rückbildungsprozessen in derselben Pflanzenzelle ist keineswegs etwas Unerhörtes. In den Chlorophyllkörnern u. a. entsteht auch Stärke, während zugleich Lösungsprodukte dieser auswandern. Ob die mit der Stoffwanderung verbundenen Umwandlungen vielleicht räumlich getrennt in der Zelle verlaufen, wozu ja in dieser die Möglichkeit geboten wäre, lässt sich aus den bekannten Thatsachen nicht entscheiden. Die Bildung von Stärke scheint im Protoplasma, wie im Zellsaft möglich zu sein, und wenn auch gelegentlich sich Stärkekörner mechanisch aus dem Protoplasma in den Zellsaft drängen, so ist ein derartiger Wechsel doch offenbar kein Vorgang, welcher immer mit der Verwandlung der Stärke in genetischer Beziehung steht. Nach Dehnecke[5] verfallen übrigens Stärkekörner der Lösung, nachdem sie aus gewissen desorganisirt werdenden Chlorophyllkörnern, durch ein Platzen dieser, in das Protoplasma gelangen. Ein mechanischer Uebergang von Proteinstoffkrystalloiden aus dem Protoplasma in den Zellsaft vollzieht sich nach van Tieghem[6] in den Sporangienträgern von Mucor. Doch hat dieses eine Lösung der Krystalloide nicht zur unmittelbaren Folge, da jene erst späterhin, offenbar mit Abnahme des Nährstoffvorrathes, verschwinden.

Eingreifende Faktoren. Wasserströmungen und alle mechanischen Bewegungen wirken bei der Stoffwanderung in analogem Sinne wie bei der Stoffaufnahme begünstigend ein (§ 12). Durch erzielte Strömungsbewegungen wird natürlich in kürzeren Elementarorganen, wie auch in Sieb- und Milchröhren, eine Mischung bedeutend gefördert werden. In solchem Sinne sind natürlich auch Schwankungen der Gewebespannung thätig, während es fraglich ist, ob durch diese ausserdem Erfolge in der Stoffwanderung anders als auf indirektem Wege, z. B. indem Wachsthumsvorgänge von der Spannung abhängen, erzielt werden. Jedenfalls ist die Annahme von G. Kraus[7] unhaltbar, nach welcher die Querspannung wesentlich entscheiden soll, dass plastische Stoffe aus den Blättern ihren Weg abwärts oder aufwärts im Stengel nehmen. Auch hinsichtlich der Wulstbildungen an Stäm-

---

1) Sachs, Bot. Ztg. 1863, p. 57.
2) Vgl. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 213 u. 251.
3) Vgl. auch Hofmeister, Zelle 1867, p. 226.
4) Strasburger, Ueber Befruchtung u. Zelltheilung 1877, p. 58.
5) Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner 1880, p. 23, 38 u. a.
6) Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 24. 7) Bot. Ztg. 1867, p. 137.

men, welche durch Umlegen eines eng angepressten Eisenringes in ähnlicher Weise, wie durch Ringelung erzielt werden kann[1], ist es noch fraglich, in wie weit die Ursache in gehemmter Nährstoffleitung oder in anderen Verhältnissen zu suchen ist.

Spezielle Fälle.

§ 66. Da in der allgemeinen Darstellung der Stoffwanderungsvorgänge auf spezielle Verhältnisse, sowie auf Vorkommen der Reservestoffe keine besondere Rücksicht genommen werden konnte, so soll in Folgendem einiges in dieser Hinsicht nachgetragen und zugleich die auf Spezialfälle bezügliche Literatur genannt werden.

Zur Ernährung bestimmte Stoffe können bekanntlich in den verschiedensten Organen in mehr oder weniger grosser Menge sich ansammeln, um früher oder später zur Verwendung zu kommen. Ein principieller Unterschied zwischen Stoffen, die nur vorübergehend sich ansammeln, und anderen, die eine längere Ruhezeit durchzumachen haben, besteht nicht. Denn wie letztere unter besonderen Verhältnissen zu frühzeitiger Verwendung gebracht werden, kann die zeitliche Dauer jener normalerweise transitorischen Bildung ausgedehnt werden, wenn das angestrebte Wachsthum der consumirenden Organe verhindert wird. Natürlich müssen alle Pflanzen und abgelösten Pflanzentheile, welche erst nach Erreichung eines gewissen Entwicklungsgrades sich selbst ernähren können, das zu solcher Entwicklung nöthige Material von plastischen Reservestoffen in sich enthalten. Die Ansammlung und die Verwendung solcher Reservestoffe ist selbstverständlich von dem Entwicklungsgang der Pflanzen abhängig und wird mit diesem zu einem periodischen Vorgang.

Gewöhnlich ist in den Pflanzen mehr Reservematerial aufgespeichert, als zur ersten Entwicklung durchaus erforderlich ist. Deshalb lassen sich auch nach partieller Entfernung der Samenlappen oder des Endosperms aus den Samen der Bohne, des Mais u. a. noch Pflanzen erziehen[2]. Dasselbe gilt auch für Samen, die, weil unreif geerntet, nur einen Theil derjenigen Reservestoffe enthielten, welche sich normalerweise in ihnen ansammeln[3]. Indess macht sich in dem langsamen Keimen und dem fernerhin oft erheblichen Zurückbleiben der Pflanzen deutlich bemerklich, wie wesentlich zur Kräftigung und zu günstigem Gedeihen ein grösserer Vorrath von Reservematerial ist. Eine zu weite Entziehung dieses kann demgemäss auch ein Zugrundegehen der Keimpflänzchen nach sich ziehen. Das trifft u. a. jedenfalls als Regel zu für die ihres Endosperms ganz beraubten Embryonen der Getreidearten, welche ein gewisses

---

1) Duhamel, Naturgesch. d. Bäume 1765, Bd. 2, p. 28; Hartig, Bot. Ztg. 1862, p. 82.

2) Solche Versuche wurden schon angestellt von Malpighi, Opera omnia 1687, I, p. 109, u. Opera posthuma 1698, p. 86. — Aeltere Lit. vgl. Treviranus, Physiolog. 1838, Bd. 2, p. 594. Weitere Versuche aus jüngerer Zeit finden sich: Sachs, Keimung d. Schminkbohne, in Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 84, u. Bot. Ztg. 1862, p. 148; van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1873, V sér., Bd. 17, p. 206; Blociszewski, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 146; G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 28. Aus letzterer Schrift ist Näheres zu erfahren.

3) Literatur bei Nobbe, Samenkunde 1876, p. 339. Ausserdem Sagot, Botan. Jahresb. 1874, p. 831.

Wachsen auf Kosten der in ihnen vorhandenen Nährstoffe ausführen. Ebenso verhält sich nach Sachs Phaseolus multiflorus nach Beraubung beider Samenlappen, während G. Haberlandt nach solcher Operation den Embryo von Helianthus annuus zu einem, wenn auch kümmerlichen Pflänzchen sich entwickeln sah. Man erhält übrigens entsprechende Resultate, wenn der Versuch mit Knospen, z. B. mit Kartoffelaugen angestellt wird, indem diese isolirt oder im Verbande mit grösseren oder kleineren Stücken der Knolle verwandt werden.

Der Regel nach wird nach Obigem unter normalen Verhältnissen schon vor Verbrauch der Reservestoffe durch Kohlenstoffassimilation weiteres plastisches Material in Keimpflanzen zur Verfügung stehen. Bevor indess die producirten Stoffe sich merklich ansammeln, stellt sich häufig, insbesondere bei Pflanzen, deren Samen wenig Reservestoffe führen, eine Uebergangszeit ein, in welcher nur geringere Mengen disponibler Nährstoffe in der Pflanze zu finden sind[1]. Beim Austreiben von Bäumen, Zwiebeln und Knollen tritt eine so vorübergehende Nahrungsarmuth in der Pflanze der Regel nach nicht auffallend ein. Die Bäume enthalten nach der Belaubung genügend Reservematerial[2], um nach Verlust der Blätter nochmals Knospen zur Entwicklung bringen zu können, und die Kartoffelknolle behält nach Entwicklung der Pflanze noch eine ziemliche Menge von Reservestoffen, welche durch die Stolonen in die sich ausbildenden jungen Knollen wandern[3].

Die Reservestoffe sind nicht immer in solchem Verhältniss vereint, dass gleichzeitig ein Consum aller zusammenwirkenden Körper erreicht wird. In den Samen der Lupinen und ebenso anderer Leguminosen findet sich verhältnissmässig zu wenig stickstofffreies Material, da in den Keimpflanzen Asparagin massenhaft angehäuft bleibt, wenn die Produktion organischer Substanz gehindert wird (§ 60). In den Samen von Raphanus sind die Aschenbestandtheile unzureichend, und deshalb kamen, wie Godlewski[4] fand, die in Nährlösung cultivirten Keimpflanzen weiter als die in reinem Wasser erzogenen, sowohl bei Entwicklung im Dunklen, als auch in kohlensäurefreier Luft am Licht. Dass unter den Aschenbestandtheilen Kalk unzureichend sein kann, lehren früher (§ 51) mitgetheilte Experimente von Stohmann und von Böhm, in welchen Keimpflanzen bei Zufuhr von Kalksalzen sich weiter entwickelten, als in reinem Wasser. Im Kleesamen sind übrigens nach de Vries[5] Aschenbestandtheile in verhältnissmässig genügender Menge vorhanden.

Zu den verbreitetsten stickstofffreien Reservestoffen gehört die Stärke, welche sowohl in saftig bleibenden, als auch in austrocknenden Pflanzentheilen vorkommt. Besonders in letzteren ist Oel mit oder ohne Stärke häufig. Nach Nägeli[6] führen die Samen von ungefähr $^9/_{10}$ der Pflanzenarten Oel und auch in Sporen der Cryptogamen findet sich dieses sehr gewöhnlich, während Oel in saftig bleibenden Pflanzentheilen als vorwiegender Reservestoff seltener ist, z. B. in den Knollen von Cyperus esculentus massenhaft auftritt. In Samen treten im Allgemeinen lösliche Kohlehydrate zurück, die in saftigen Pflanzentheilen sich oft reichlich ansammeln. Rohrzucker kommt ausser in den Zuckerrüben u. a. vor in den perennirenden Stamm- und Wurzeltheilen von manchen Umbelliferen, Labiaten, Myrsi-

---

1) Belege finden sich in den die Stoffwanderung der Keimpflanzen behandelnden Arbeiten.
2) Vgl. Schröder, Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 143.
3) de Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 671.
4) Bot. Ztg. 1879, p. 99.
5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 510.
6) Die Stärkekörner 1858, p. 536.

phyllum, Rubia u. a. Glycose ist Reservematerial in Zwiebeln von Allium cepa, Ornithogalum arabicum, ferner in unterirdischen Theilen von Arten des Genus Primula und Globularia[1]. In vielen Fällen ist Glycose mit Stärke oder Rohrzucker vereint zu treffen. Inulin ist auf einige Pflanzenfamilien beschränkt, es findet sich namentlich in Compositen, ferner in Campanulaceen, Lobeliaceen, Goodeniaceae, Stylidiaceae[2] und nach Penzig[3] in der Wurzel von Drosophyllum lusitanicum. Vorwiegend findet sich Inulin in unterirdischen Theilen, wurde jedoch von G. Kraus auch in oberirdischen Stammtheilen von Cacalia und Kleinia und in den Blättern von Selliera nachgewiesen. Oefters fehlt nach Prantl das Inulin einjährigen Compositen und verschwindet in zweijährigen häufig mit der Blüthezeit. Wesentlich funktionirt offenbar Inulin als Reservematerial, doch könnte es nach den Beobachtungen von Kraus auch wohl als wandernder Stoff auftreten. Ein Vorkommen von Inulin in zum Austrocknen bestimmten Pflanzenorganen ist nicht bekannt. Cellulose ist als Reservestoff bisher nur in Samen (Phönix) ermittelt worden. Die wesentlichen stickstoffhaltigen Reservestoffe in Samen sind Proteinstoffe, während, wie schon früher (§ 59) mitgetheilt ist, in saftigen Pflanzentheilen neben Eiweissstoffen oft sehr reichlich andere Stickstoffverbindungen, insbesondere Amide, gefunden werden.

In nicht austrocknenden Pflanzentheilen ist, ausser den leicht löslichen Kohlehydraten, auch das Inulin stets gelöst vorhanden, ebenso finden sich die Proteinstoffe zum guten Theil gelöst vor. In den trockenen Samen sind die Proteinstoffe wesentlich in den amorphen oder Krystalloide einschliessenden Proteinkörnern separirt, und in gewissen Einschlüssen dieser, den Globoiden, ist Magnesia, Kalk und eine gepaarte Phosphorsäure im Verein mit organischer Substanz reichlich vorhanden[4]. Diese Globoide, ebenso amorphe Proteinkörner, sind bisher nur in austrocknenden Reservestoffbehältern bekannt, während Krystalloide auch in saftigen Pflanzentheilen vorkommen[5].

Keimung der Samen.

Ausgezeichnete durchsichtige Beispiele für Wanderung der Reservestoffe liefert die Entwicklung von Keimpflanzen. Ohne hier auf die Quellung und andere Keimungsvorgänge einzugehen[6], kann auch nur kurz auf die mit spezifischen Eigenheiten der Keimpflanzen etwas abweichenden Stoffwanderungsvorgänge hingewiesen werden. Die Reservestoffe sind bekanntlich entweder in dem Embryo, und hier namentlich in den Cotyledonen aufgespeichert, oder finden sich zum grösseren oder geringeren Theil im Sameneiweiss. Die Samen-

---

1) Vgl. Sachsse, Die Farbstoffe, Kohlehydrate u. s. w. 1877, p. 194 u. 229; G. Kraus, Bot. Ztg. 1876, p. 604.

2) Vgl. Prantl, Das Inulin 1870 u. G. Kraus, Bot. Ztg. 1877, p. 330. — Ueber Laevulin vgl. Sachsse l. c., p. 133; Dieck u. Tollens, Annal. d. Chem. 1879, Bd. 198, p. 228.

3) Unters. über Drosophyll. lusitanic. Breslau 1877.

4) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 429. Zuckerphosphorsäure als Bestandtheil der Globoide (l. c. p. 475) ist mir selbst sehr zweifelhaft. Vielleicht findet sich in derselben, wie in den Krystalloiden, gleichfalls ein Magnesiavitellat, wie das Schmiedeberg (Zeitschr. f. physiol. Chem. 1877, Bd. I, p. 207) angibt.

5) In manchen Kartoffeln finden sich Krystalloide offenbar als Reservematerial und treten nach Sorauer (Jahrb. f. Agrikulturchem. 1868—69, p. 221) auch als transitorische Bildung in jungen Trieben auf. Vielleicht entspricht auch die Entstehung von Krystalloiden in Mucorineen (van Tieghem, Annal. d. scienc. naturell. 1875, VI sér., Bd. 1, p. 25) einer vorübergehenden Ausscheidung von plastischem Material. Als Reservematerial funktioniren nach Klein (Flora 1880, p. 67 u. 70) Krystalloide in einigen Algen.

6) Näheres bei Nobbe, Samenkunde 1876, u. G. Haberlandt, Schutzeinrichtungen d. Keimpflanze 1877, p. 1 ff. — Zahlreiche Abbildungen von Keimpflanzen bei Tittmann, Keimung d. Pflanzen 1821.

lappen sind entweder dazu bestimmt, mit der Entfaltung als grüne Blätter zu funktioniren, oder dienen nur als Reservestoffbehälter oder als Saugorgane, welche den Uebergang der plastische Stoffe aus dem Sameneiweiss vermitteln. In derselben Familie können übrigens Arten vereint sein, deren endospermfreie Samen theilweise ergrünende, theilweise nicht ergrünende Samenlappen besitzen. Das letztere trifft u. a. für Phaseolus zu, während die gleichfalls den Papilionaceen zugehörende Lupine ergrünende Cotyledonen hat (Fig. 36). Letztere treten immer über den Boden, die nicht ergrünenden bleiben dagegen zum guten Theil im Boden verborgen.

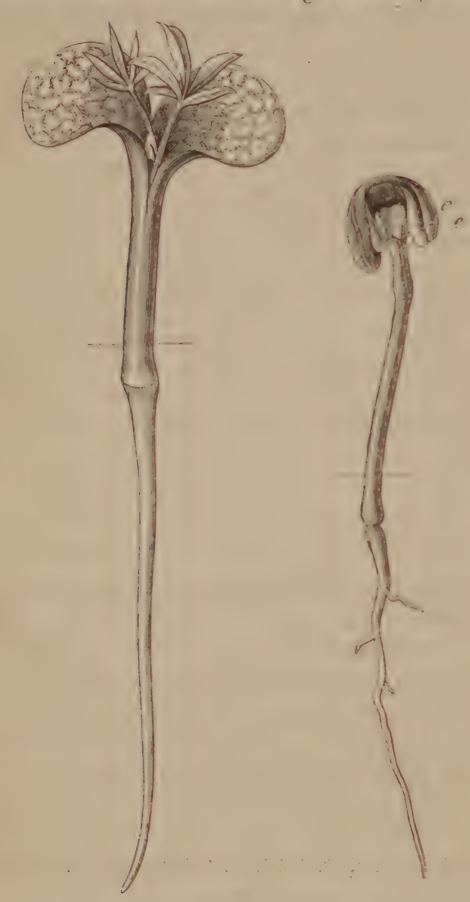


Fig. 36. Keimpflanze von Lupinus luteus. Durch den punktirten Horizontalstrich ist das Niveau des Culturbodens angedeutet.

Fig. 37. Keimpflanze von Mirabilis Jalapa.

Die Ueberführung von Nährstoffen aus dem Sameneiweiss wird durchgehends durch Cotyledonen vermittelt. Diese (*c* in Fig. 37) umfassen bei Mirabilis Jalapa das Endosperm (*e*) wie eine hohle Hand, und weiterhin entfaltet sich der als Saugorgan wirksame Samenlappen als grünes Laubblatt. Die gleichfalls ergrünenden Samenlappen von Ricinus streifen das Endosperm ab, von welchem sie wie von einer Tasche umfasst wurden. Ebenso zieht sich die Spitze des als Laubblatt funktionirenden Cotyledons von Allium cepa aus dem Sameneiweiss, nachdem sie aus diesem die Reservestoffe in die Pflanze übergeführt hat. Bei Mais und anderen Gramineen ist der Samenlappen als ein Schildchen (*s* in Fig. 35 p. 335) entwickelt, welches die Nährstoffe aus dem Endosperm (*e*) aufzunehmen und nur als Saugorgan zu funktioniren hat. Während hier das Schildchen sich nicht wesentlich vergrössert, wächst die Spitze des Samenlappens der Dattel während des Aussaugens des Endosperms allmählich zu einem fast den ganzen Samen erfüllenden Saugorgan heran.

Hinsichtlich der Ueberführung der Reservestoffe kommen im Allgemeinen die in § 62 erwähnten Wechselwirkungen in Betracht. Speziell für die Ausnutzung des Sameneiweisses bestehen spezifische und graduelle Unterschiede in der Art, dass in gewissen Samen das Endosperm schon durch eigene Thätigkeit diejenigen Stoffmetamorphosen vollzieht, durch welche wanderungsfähiges Material geschaffen wird, während es zu diesem Zwecke in anderen Samen vom Embryo ausgehender Wirkungen bedarf. Eine Eigenthätigkeit des Endosperms

gibt sich bei Ricinus schon durch das Wachsen desselben[1]) und durch eine transitorische Stärkebildung kund, Vorgänge, welche nach van Tieghem[2]) auch in dem vom Embryo befreiten Endosperm sich vollziehen, wenn es unter geeignete Entwicklungsbedingungen gebracht wird. Dagegen konnte van Tieghem unter gleichen Verhältnissen im abgelösten Endosperm von Mirabilis longiflora, Canna aurantiaca, Aucuba japonica und Phoenix dactylifera eine Veränderung nicht finden.

In den Samen der letztgenannten Pflanzen, ebenso im Mais und in Getreidearten, macht sich eine vom Embryo ausgehende Wirkung darin bemerklich, dass die bezüglichen Stoffumwandlungen am Saugorgan beginnen und von diesem aus in das Endosperm vorrücken[3]). Zwar mögen hierbei in den Endospermzellen ausgelöste Aktionen mehr oder weniger mitspielen, immerhin kann es nicht zweifelhaft sein, dass fermentartig wirkende Stoffe vom Saugorgan aus in das Sameneiweiss secernirt werden. Sicher ist dieses für Mirabilis Jalapa nach Experimenten van Tieghem's[4]), in welchen die Entwicklung von Keimpflanzen verglichen wurde, die ihres Endosperms beraubt waren und zum Theil an dessen Stelle in die Höhlung des saugenden Samenlappens (vgl. Fig. 37) 1) nur Brei aus zerriebenem Sameneiweiss derselben Pflanze, oder 2) von Buchweizen, oder 3) auch von Kartoffelstärke erhielten. Der genannte Forscher konnte dabei an der Kontaktfläche mit dem Samenlappen an den Stärkekörnern Lösungserscheinungen, wie im normalen Endosperm bemerken. Ausserdem machte sich eine Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe in der erheblich geförderten Entwicklung bemerklich, welche die mit todten Massen ernährten Keimpflanzen, gegenüber den nicht gefütterten Pflanzen, darboten, eine Entwicklung, welche begreiflicherweise nicht so günstig wie in normal ernährten Keimpflanzen ausfiel[5]). Bei der Dattel muss ein Zellhaut lösender Stoff ausgeschieden werden, der indess, dem Fortschreiten der Lösung nach zu urtheilen, nur in der Nähe des Saugorganes wirksam ist, dessen allmähliche Vergrösserung aber die gänzliche Ausnutzung des Endosperms gestattet (Näheres bei Sachs). Uebrigens kann auf Grund der wenigen bisherigen Erfahrungen mit van Tieghem noch nicht allgemein eigne Aktivität nur für die öligen, passive Ausnutzung durch secernirte Fermente für alle stärkereichen Endosperme gefolgert werden. Zudem sind, da es sich um Wechselwirkung lebendiger Organe handelt, alle die Verwicklungen möglich, welche in § 62 angedeutet wurden.

Wie in einzelnen Pflanzen sich die Stoffwanderungsvorgänge abspielen, muss in den unten verzeichneten Arbeiten nachgesehen werden. Erwähnt sei hier nur noch, dass, ausser

---

1) Mohl, Bot. Ztg. 1861, p. 257.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1876, VI sér., Bd. 4, p. 183.

3) Bei Ricinus beginnen nach van Tieghem (l. c. p. 186) die Umwandlungen im Endosperm an der Peripherie, ergreifen aber schnell das ganze Sameneiweiss. In stärkeführenden Cotyledonen bemerkte Baranetzky (Die stärkeumbildenden Fermente 1878, p. 58) eine centripetal fortschreitende Lösung der Stärke. Uebrigens macht sich auch in anderen Fällen eine von dem Stiele des Cotyledons fortschreitende Metamorpbose der Reservestoffe im Samenlappen bemerklich. (Vgl. z. B. Sachs für Schminkbohne, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 90.)

4) Annal. d. scienc. naturell. 1873, VI sér., Bd. 17, p. 216.

5) Nach Blociszewski (Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 155) nehmen auch Embryonen des Roggens aus einem Brei des Endosperms derselben Pflanze Nahrung auf.

in Papilionaceen, auch in Mimosa pudica und Acacia lophantha [1]) Asparagin die Translocation eines Theiles der stickstoffhaltigen Stoffe vermittelt. In geringem Grade trifft solches auch bei Tropaeolum zu [2]), während in anderen Keimpflanzen zu jeder Zeit nur kleine Mengen von Asparagin zu finden sind.

Von mikrochemischen Untersuchungen über Stoffwanderung beim Keimen von Samen sind zu nennen: Sachs, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1859, Bd. 37, p. 57 (Schminkbohne); Bot. Ztg. 1859, p. 177 (ölhaltige Samen); ebenda 1862, p. 145 (Gräser); ebenda 1862, p. 241 (Dattel); ebenda 1863, p. 57 (Allium cepa); Zusammenfassung in Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 183. — Hofmann, Jahresb. d. Agrikulturchem. 1865, p. 133 (Weizen und Klee). Roestel, ebenda 1868—69, p. 229 (Roggen). Pfeffer l. c. (Leguminosen). Gressner, Bot. Ztg. 1874, p. 801 (Cyclamen). De Vries, Landwirthschaftl. Jahrb. 1877, Bd. 6, p. 466 (Klee) u. ebenda 1878, Bd. 7, p. 19 (Kartoffel). — Makrochemische Analysen separirter Theile von Keimpflanzen liefern einige der § 56 genannten Arbeiten.

Auswanderung der in chlorophyllführenden Organen producirten Stoffe.

Die Stoffwanderung, durch welche aus den Blättern die Produkte der Kohlenstoffassimilation durch den Blattstiel in den Stengel und weiter geführt werden, bietet keine hervorragenden Eigenthümlichkeiten, welche hier einer besonderen Besprechung bedürften [3]).

Mit dem Herannahen des Herbstes wandern, wie schon bemerkt wurde (§ 64), merkliche Mengen von Stickstoffsubstanz und gewissen Aschenbestandtheilen aus den Blättern aus. Wie im Näheren durch Sachs [4]) beobachtet wurde, werden mit oder auch schon vor dem Vergilben die Chlorophyllkörner desorganisirt, indem sich zugleich ihre Grundmasse in dem Protoplasma vertheilt. Gleichzeitig treten gelbliche, ölartige Tropfen in den Blattzellen auf, deren Stärke verschwand. Uebrigens bewahren nach den Beobachtungen von Sachs die Schliesszellen der Spaltöffnungen bei dieser herbstlichen Entleerung, wie auch in hungernden Pflanzen, ihre Stärkekörner, und nach Briosi [5]) führen die Siebröhren länger als das Blattparenchym Stärke, ja verlieren diese zuweilen nicht vollständig. Mehr oder weniger ähnliche Auswanderungen kommen, wie schon mitgetheilt wurde (§ 64), bei Sommerdürre zu Wege, ebenso auch wenn ein Blatt oder die ganze Pflanze im Dunklen gehalten wird.

Früchte.

Den Früchten werden entweder alle plastischen Stoffe von den producirenden Organen aus zugeführt, oder sie können auch, wenn sie chlorophyllführend sind, nebenbei durch Kohlenstoffassimilation organische Substanz produciren. In ausreichendem Maasse geschieht dieses wohl in keiner Frucht, und selbst in chlorophyllreicheren Früchten scheint solche Eigenproduktion wenig Bedeutung

---

1) Pfeffer, Monatsb. d. Berlin. Akad. 1873, p. 788.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 561.

3) Vgl. u. a. Sachs, Flora 1862, p. 316, 326.

4) Flora 1863, p. 200. — Vgl. auch Wiesner, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 484. — Ueber die Bildung der Ablösungsschicht ist ferner Mohl's Abhandlung nachzusehen (Bot. Ztg. 1860, p. 1).

5) Bot. Ztg. 1873, p. 343.

zu haben, da u. a. Müller-Thurgau[1]) Weintrauben eine gute Ausbildung erreichen sah, als die Blüthenstände bald nach dem Abblühen durch Einführen in dunkle Kästen dem Lichte entzogen wurden.

Die Wanderungsbahnen sind im Allgemeinen durch die früher mitgetheilten Regeln gekennzeichnet. In die sich ausbildenden ovula werden die Stoffe allein oder wesentlich durch den funiculus geführt, der sich entwickelnde Embryo dürfte aber auch mit seiner ganzen Oberfläche Nährstoffe aufnehmen und muss ja in vielen Fällen zuvor entstandenes Endosperm aussaugen und verdrängen. Die Einwanderung von Nährstoffen beginnt mit der Weiterentwicklung des befruchteten Pistills. Innerhalb der Fruchtstände dauern, wie schon § 64 mitgetheilt ist, die Translocationen bis zur Reife fort und werden auch noch in abgetrennten Fruchtständen und Früchten fortgesetzt. Dem entsprechend gehen auch in den letzten Entwicklungsstadien noch Metamorphosen in den Früchten vor sich. So verwandelt sich die massenhaft angehäufte Stärke in fettes Oel auch in den nicht ganz reif aus den Carpellen entnommenen Samen von Paeonia[2]), und in unreif gepflückten Aepfeln, Birnen u. dgl. machen sich die stofflichen Umwandlungen bekanntlich durch den Geschmack bemerklich.

Ohne weiter auf diese Metamorphosen einzugehen, sei hier bemerkt, dass die ziemlich zahlreichen Untersuchungen über reifende Aepfel, Birnen und Trauben[3]) noch unentschieden lassen, ob die endliche Verminderung der Säure durch Neutralisation oder Verarbeitung erreicht wird, da nur genauere Bestimmungen über die Menge freier Säure vorliegen. Uebrigens ist eine Verarbeitung der Säuren nicht gerade unwahrscheinlich, da in unreifen Trauben vorhandene Glycolsäure weiterhin verschwindet (§ 61). Auch der Gehalt an Gerbsäure nimmt in Weintrauben nach den Beobachtungen von Mach[4]) und Haas[5]) mit der Reife erheblich ab. In den saftigen Früchten dient übrigens die Anhäufung von organischen Nährstoffen im Fruchtfleisch anderen Zwecken, als das in dem Samen aufgespeicherte Reservematerial.

Als stickstofffreies Material wird in den zu den Früchten führenden Wanderungsbahnen gewöhnlich Stärke oder Glycose getroffen[6]). Bei Oliven ist nach Beobachtungen von de Luca (vgl. § 56) vielleicht Mannit bei der Translocation betheiligt. Für die Einwanderung stickstoffhaltiger Stoffe dürften wohl Amide ausser Eiweissstoffen in Betracht kommen, da jene auch in Blüthen und jungen Fruchtständen sich, wie es scheint, häufig finden. Hinsichtlich des Asparagins

---

1) Botan. Jahresb. 1877, p. 715. — Vgl. auch die mit anderen Pflanzen angestellten Versuche von Sachs in Bot. Ztg. 1865, p. 117.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 510.

3) Literatur und eigene Untersuchungen bei O. Pfeiffer, Chem. Unters. über das Reifen d. Kernobstes 1876.

4) Botan. Jahresb. 1877, p. 716.

5) Chem. Centralblatt 1878, p. 700. — Aehnliches beobachtete vielleicht in verschiedenen Früchten Buignet (Annal. d. chim. et d. phys. 1861, III sér., Bd. 61, p. 281).

6) Vgl. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. 3, p. 230. Ferner Pfeffer, l. c.; Hilger, Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 245 für Weintrauben. — Ueber Chlorophyllumwandlungen in Früchten vgl. G. Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 131; Millardet, Bot. Ztg. 1876, p. 733.

hat Borodin [1]) für Prunus padus, Sambucus racemosa, Cornus sanguinea u. a. Thatsachen bekannt gemacht, nach welchen jener Körper eine Rolle bei der Beförderung von plastischen Stoffen in Früchte und Samen spielen dürfte.

Knollen, Zwiebeln, Rhizome.

Hinsichtlich dieser brauchen besondere Eigenheiten nicht hervorgehoben zu werden. Dass da, wo Rohrzucker oder Inulin Reservestoffe sind, Glycose oder Kohlehydrate die Einwanderung, resp. Auswanderung vermitteln, ist schon bemerkt, ebenso dass Amide sich oft reichlich in Knollen u. s. w. finden und voraussichtlich auch beim Stofftransport zu oder aus den fraglichen Organen betheiligt sein dürften.

Von Literatur sei hier erwähnt: Sachs, Jahrb. f. wiss. Botanik 1863, Bd. 3, p. 219; Prantl, Das Inulin 1870. In den Arbeiten von de Vries (Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 216) über Kartoffel und (ebenda 1879, Bd. 8, p. 416) über Zuckerrübe ist die diese Pflanzen betreffende Literatur mitgetheilt.

Holzpflanzen.

Als Reservematerial sammelt sich Stärke, wie schon § 63 mitgetheilt ist, zunächst in den Wurzeln und, von diesen aus aufwärts fortschreitend, in den ausdauernden Stammtheilen an. Ausserdem werden aber auch für die erste Entwicklung dienende Reservestoffe in den Winterknospen abgelagert, und ein gewisser Vorrath verwendbarer Nährstoffe [2]) muss in jüngeren Zweigen vorhanden sein, da nach dem Abschneiden dieser, bei Ausschluss von Kohlenstoffassimilation, Wurzeln und Knospen einen immerhin nennenswerthen Entwicklungsgrad erreichen können. Zur Aufnahme von Reservestärke sind im Allgemeinen im Holzkörper, im Mark und in der Rinde lebendig bleibende Elementarorgane geeignet, und mit der spezifischen Vertheilung dieser ist auch die bei verschiedenen Pflanzen ungleiche Anordnung der Reservestoffe führenden Elementarorgane gekennzeichnet. Näheres ist dieserhalb in de Bary's Anatomie [3]) und den hier citirten Arbeiten nachzusehen. Bemerkt sei hier nur noch, dass von Gris [4]) das Mark von Betula alba, Quercus robur, Fraxinus u. a. bis zum 20. Jahre stärkeführend gefunden wurde, dass ferner Gris [5]) bei der Esche noch in 40 Jahre alten, bei der Eiche in 35 jährigen Holzlagen Stärke fand. Natürlich führen nur jüngeres Mark und jüngere Holzlagen Reservestärke, wenn diese Gewebesysteme kürzere Zeit lebendig bleiben.

In wie weit lösliche Kohlehydrate und andere stickstofffreie Stoffe in Baumstämmen als Reservematerial vorkommen, ist noch nicht näher verfolgt. Sachs [6]) fand Glycose in vorjährigen Zweigen von Aesculus Hippocastanum, auch fehlte

---

1) Bot. Ztg. 1878, p. 812. — Für Mandeln vgl. auch Portes, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 922, u. 1877, Bd. 84, p. 1401.

2) Sachs, Flora 1862, p. 331; J. Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 305.

3) p. 418, 499, 128.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1872, V sér., Bd. 14, p. 71, vgl. de Bary, Anatom. p. 418.

5) Compt. rend. 1866, Bd. 70, p. 603. Vgl. de Bary, Anatom. p. 526.

6) Flora 1862, p. 331.

nach Reichhardt[1]) bei einzelnen Individuen von Salix fusca, Tilia europaea und Betula alba Stärke gänzlich in Zweigen, die Stärke indess bildeten, als sie nach dem Abschneiden angetrieben wurden. Das Material, aus welchem Stärke entstand, wurde nicht festgestellt. Ungenügend ist auch noch das stickstoffhaltige Reservematerial ermittelt worden. Durch violette Färbung mit alkalischer Kupferlösung nachweisbare Eiweissstoffe scheinen in ruhenden Knospen, ferner im Cambium und in jungen Siebtheilen stets vorhanden zu sein[2]). Ueber Vorkommen von Amiden in Holzpflanzen liegen noch keine ausreichenden Untersuchungen vor. Da indess in Wurzeln von Robinia pseudacacia Asparagin reichlich gefunden wurde[3]), dürften Amide auch in Holzpflanzen als Reservematerial in Betracht kommen.

Die Ablagerung von Reservestärke beginnt nach Hartig[4]), welcher seine Beobachtungen an Waldbäumen anstellte, bei Ahorn Mitte Mai, bei Lärche im Juni, bei Eiche im Juli, bei der Kiefer erst im September. Die aufwärts vorrückende Stärkeablagerung erreicht dann die jüngeren Zweige bei Ahorn zu Anfang August, bei Lärche Anfang Oktober, bei Eiche Mitte September, bei Kiefer Mitte Oktober. Natürlich können äussere Verhältnisse diese Zeitbestimmungen stark modificiren und eventuell verhindern, dass die Stärkeablagerung bis in die Zweige vorrückt. Bemerkenswerth ist übrigens, dass im Anschluss an die Pflanzen, deren unterirdische Theile allein perenniren, bei den Bäumen wenigstens zunächst Reservematerial in den Wurzeln sich sammelt.*

Die Stoffmetamorphosen können zwar schon vor merklichem Wachsen eintreten, da früher als dieses das Bluten des Ahorns nach Schröder[5]) seinen Anfang nimmt, indess beginnt doch erst mit dem Austreiben der Knospen eine ausgiebigere Wanderung des Reservemateriales. Bald macht sich dann ein Auswandern der Reservestärke bemerklich, das im Allgemeinen in umgekehrter Richtung wie bei der Ablagerung, also von den Zweigspitzen nach Stamm und Wurzel fortschreitet[6]). In aller Strenge wird freilich dieser Gang nicht eingehalten, und Reichhardt beobachtete auch sehr frühzeitig Lösung der Stärke in der Wurzel, bemerkt aber nicht, ob dieses mit dem Wiederbeginn des Wurzelwachsthums zusammenhing. Nach dem eben genannten Autor beginnt ferner die Lösung der Stärke nicht zugleich in den einzelnen Elementarorganen, und nach Schröder rückt diese Stärkemetamorphose vom Cambiumring aus gleichzeitig nach Rinde und Holz vor.

Mit Beginn des Dickenwachsthums werden auch in diesem Reservestoffe verbraucht, doch ist jenes gewiss nicht dauernd allein auf Reservematerial angewiesen, wie Hartig[7]) will, dessen Anschauung übrigens durch die angeführten Argumente durchaus nicht erwiesen wird. Ebensowenig wird nicht, der An-

---

1) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 329.

2) Vgl. Sachs, Flora 1862, p. 331; auch Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. 1869—70, Bd. 7, p. 314.

3) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 671.

4) Bot. Ztg. 1858, p. 332. 5) Versuchsstat. 1871, Bd. 14, p. 129.

6) Hartig, Bot. Ztg. 1858, p. 332; Reichhardt, l. c.; Schröder, l. c. — Vgl. auch hinsichtlich der mit dem Austreiben der Knospen verbundenen Metamorphosen Sachs, Flora 1862, p. 331; Famintzin u. Borodin, Bot. Ztg. 1867, p. 385.

7) Bot. Ztg. 1858, p. 330; 1862, p. 75.

schauung Schröder's entsprechend, die in der Rinde abgelagerte Stärke allein beim Austreiben der Knospen, die im Holzkörper vorhandene nur im Dickenwachsthum Verwendung finden. Jedenfalls ist wenigstens das Reservematerial verschiedener Verwendung fähig, wie ja das mit Vernichtung der ersten Belaubung wiederholte Austreiben der Knospen unzweifelhaft darthut.

Kapitel VIII.

Athmung und Gährung.

§ 67. Als Athmung wird seit alten Zeiten ein Stoffwechsel im Organismus bezeichnet, in welchem Sauerstoff consumirt und Kohlensäure producirt wird. Auch in keiner lebendigen Pflanzenzelle fehlt, sofern überhaupt die Bedingungen für Thätigkeit erfüllt sind, dieser Athmungsstoffwechsel, welcher in dem bezeichneten Gasaustausch seinen Ausdruck findet. Aber auch dann, wenn der Zutritt von freiem Sauerstoff gänzlich abgeschlossen wird, schreitet dennoch in der lebendigen Zelle ein Kohlensäure abspaltender Stoffwechsel fort, die »intramolekulare Athmung« [1]. Diese steht aber in inniger genetischer Beziehung zur Sauerstoffathmung. Denn in den molekularen Umlagerungen, welche zur Abspaltung von Kohlensäure führen, ist auch die Ursache zu suchen, dass in der lebendigen Zelle sich fortdauernd Affinitäten zum freien Sauerstoff entwickeln und dieser demgemäss in den Stoffwechsel gerissen wird. Die intramolekulare Athmung dürfen wir also als die Ursache der Sauerstoffathmung ansprechen, gleichviel welcher Art im Näheren der keineswegs ganz klar gestellte Causalzusammenhang ist, hinsichtlich dessen auch noch Zweifel bestehen, ob der Sauerstoff direkt in den Kohlensäure abspaltenden Prozess oder in mit diesem verkettete Vorgänge gezogen wird.

Mit Rücksicht auf die Ausgangsstoffe und Endprodukte kann die Athmung in jedem Falle eine Verbrennung genannt werden, da nachweislich beim Eingriff des Sauerstoffs, unter Verbrauch von Stärke, Oel oder anderen Körpern, Kohlensäure und Wasser producirt werden. Welcher Art die Kette von Prozessen ist, durch welche diese Oxydation erzielt wird, ist für die Athmung, wie für gar viele Stoffmetamorphosen, nicht sicher bekannt. Voraussichtlich spielt sich der Athmungsprozess ganz und gar im lebendigen Protoplasma ab, vielleicht indem die Lösungsprodukte von Stärke u. s. w. in Verband mit Eiweissmole-

---

1) Diese Bezeichnung wählte ich im Anschluss an Pflüger (Archiv f. Physiologie 1871, Bd. X, p. 300), da mit dem von Botanikern benutzten Ausdruck »innere Athmung« in der Thierphysiologie der Gasaustausch im Innern des Körpers, zwischen Blut und den Organen, bezeichnet wurde.

külen treten und dauernde Zerspaltungen dieser mitwirken, oder indem irgendwie das lebendige Protoplasma die Zerreissungen und Vereinigungen von Affinitäten vermittelt.

Kohlensäure und Wasser sind schwerlich jemals die einzigen Produkte der Athmung, doch entzieht sich eben der Beobachtung, welche Stoffe in dem Athmungsvorgang oder gleichzeitig in anderen, vielleicht von diesem abhängigen Prozessen gebildet wurden. Aehnliche Schwierigkeiten tauchen hinsichtlich der intramolekularen Athmung auf, in welcher neben Kohlensäure Alkohol, organische Säuren und mannigfache andere Stoffe zum Vorschein kommen. Man kann hier nicht ohne weiteres entscheiden, ob die Entstehung dieser Körper direkt in den intramolekularen Bewegungen angestrebt wurde, welche überhaupt die Ursache der Athmung sind, oder ob jene sekundären Prozessen entsprangen, die bei genügender Zufuhr von Sauerstoff gar nicht zur Geltung kamen. In der That werden schwerlich sekundäre Prozesse mit dem Ausschluss des Sauerstoffs fehlen, da durch diesen ja, nach dem Gesetze der grösseren Verwandtschaft, frei werdende Affinitäten gesättigt werden, welche nunmehr nach anderen Richtungen hin anziehende Kräfte ausüben müssen. Die unzureichende Einsicht in die Einzelprozesse lässt es geboten scheinen, in Folgendem zunächst die sicher ermittelten Thatsachen zu behandeln, welche zumeist nur auf Ermittlung der Endprodukte und zum Theil der Ausgangsglieder gestützt sind.

Die Sauerstoffathmung.[1]

§ 68. Sehr zahlreiche Untersuchungen haben gelehrt, dass alle lebenden Pflanzen und Pflanzentheile athmen, und, sofern Sauerstoff geboten ist, dieser auch in den Stoffwechsel der gährungserregenden Spross- und Spaltpilze gerissen wird. So lange allgemeine Lebensbedingungen geboten sind, tritt überhaupt kein Stillstand der Athmung ein, die auch in mässigem Grade in ruhenden Organen, wie in Knollen, Zwiebeln u. s. w., fortschreitet und z. B. in ausgetrockneten Samen nur so lange stille steht, als das für Thätigkeit unentbehrliche Constitutionswasser den Zellen mangelt. Ist aber nicht durch solche oder andere Verhältnisse ein Stillstand geboten, dann ist das gänzliche Erlöschen der Athmung ein untrügliches Zeichen des Todes. Denn todte Pflanzentheile entwickeln nicht oder kaum Kohlensäure, bevor die in ihnen sich einfindenden zerstörenden Spalt- oder Schimmelpilze von neuem eine wieder vom Leben abhängige Gasentwicklung hervorrufen. Dass aber in den lebenden Pflanzentheilen jede einzelne lebendige Zelle athmet, folgt ohne weiteres aus dem Erlöschen des Wachsens, der Reizbarkeit, der Protoplasmaströmungen, welches mit Entziehung des Sauerstoffs in jedem einzelnen Elementarorgane erzielt wird.

Die Fortdauer des Wachsens und anderer von der Athmung abhängiger Funktionen in beleuchteten, chlorophyllführenden Pflanzengliedern beweist zugleich unwiderleglich, dass eine Zelle unablässig athmet, während in ihr aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz und freier Sauerstoff producirt wird. Ueberhaupt sind ja Athmung und Kohlenstoffassimilation, wie das schon

---

1) Diese ist immer gemeint, wenn schlechthin von »Athmung« gesprochen wird.

in § 36 und 37 hervorgehoben wurde, zwei von einander unabhängige Prozesse ganz verschiedener physiologischer Bedeutung. Denn während in jener Nährstoffe im Dienste des Organismus verarbeitet werden, dient die Kohlenstoffassimilation dazu, organische Nährstoffe in die Pflanze zu schaffen, welche chlorophyllfreie Organismen als organisches Material von Aussen aufnehmen müssen. Der in den beiden Prozessen gerade entgegengesetzte Gasaustausch bringt es natürlich mit sich, dass als Resultante ein umgebendes Luftvolumen ärmer oder reicher wird an Sauerstoff, resp. Kohlensäure, je nachdem der Verbrauch dieser in der Assimilation die Produktion in der Athmung überwiegt oder ein umgekehrtes Verhältniss eintritt.

Bei einigermaassen chlorophyllführenden Organen wird durchgehends, wie ja schon die Zunahme an Trockengewicht lehrt, durch die Assimilationsthätigkeit mehr organische Substanz producirt, als durch Athmung verarbeitet. Doch lässt sich natürlich immer ein Beleuchtungsgrad herstellen, bei welchem in der umgebenden Luft der Gehalt an Sauerstoff und Kohlensaure unverandert bleibt, während letztere in jedem Falle im Dunklen zunimmt, weil mit Entziehung des Lichtes die Assimilation erlischt, die Athmung aber fortdauert. Diese tritt in chlorophyllfreien Pflanzen auch am Tage ungetrübt in dem erzielten Gasaustausch hervor, welcher indess durch etwas verminderten Sauerstoffverbrauch zu erkennen gibt, wenn eine Pflanze eine geringe Menge funktionirenden Chlorophylls enthält.

Das Verhältniss zwischen Athmung und Assimilation ist natürlich mit der Entwicklung veränderlich. Während z. B. ein eben keimender Samen immer nur Kohlensäure ausgibt, wird weiterhin im Lichte die Kohlenstoffassimilation überwiegend, ebenso pflegen die aus Knospen hervorgehenden Laubtriebe in den ersten Phasen ihrer Entwicklung auch am Tage Kohlensäure zu exhaliren. Selbstverständlich ist die Relation zwischen Athmung und Assimilation auch verschieden in einzelnen Gliedern, somit auch in einzelnen Zellen derselben Pflanze. So geben u. a. die Wurzeln im Allgemeinen Kohlensäure nach Aussen ab, während die Blätter lebhaft assimiliren[1] und hierzu eine nur geringe Menge Kohlensäure durch die Wurzeln zugeführt erhalten (§ 40). Ferner geht u. a. den Epidermiszellen vieler Pflanzen mit dem Chlorophyll die Fähigkeit ab, Kohlensäure zu zersetzen. Die in chlorophyllfreien und chlorophyllarmen Zellen producirte Kohlensäure wird im Allgemeinen in lebhaft assimilirenden Zellen, im Vereine mit der in diesen gebildeten und anderer, von Aussen stammender Kohlensäure, verarbeitet werden. Immerhin mögen auch daneben durch Athmung producirte Kohlensäuremoleküle in die äussere Umgebung fliegen. Thatsächlich gab sich solches in Experimenten Garreau's[2] durch eine Trübung von Barytwasser zu erkennen, welches sich in Glasgefässen befand, in deren abgeschlossenem Luftraume beblätterte Zweige dem Lichte ausgesetzt waren. Voraussichtlich wird diese Kohlensäure aus chlorophyllfreien oder chlorophyllärmeren Zellen des Blattes und der Stengeltheile entwichen sein, und jedenfalls

1) Knop, Annal. d. Chem. u. Pharm. 1864, Bd. 129, p. 287; Corenwinder, Annal. d. scienc. naturell. 1868, V sér., Bd. 9, p. 63; Dehérain u. Vesque, Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 959.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1850, III sér., Bd. 15, p. 5, u. 1851, Bd. 16, p. 271.

ist nach den besagten Versuchsergebnissen nicht zu behaupten, dass aus lebhaft assimilirenden Zellen ein Kohlensäurematerial nach Aussen gelangte.

Entsprechend der Bedeutung der Athmung, Betriebskraft für den Organismus zu liefern, pflegt im Allgemeinen die Kohlensäurebildung am ausgiebigsten in lebhaft wachsenden Pflanzen und Pflanzentheilen zu sein. Dieserhalb ist auch zumeist die Athmung in ruhenden Knollen, Zwiebeln, Knospen u. s. w. geringer, als in den sich entwickelnden Trieben, und in diesen ansehnlicher, als in ausgewachsenen Blättern und Zweigen. Abgesehen davon, dass ausgewachsene Theile Kohlensäure bilden, ist aber doch eine bestimmte Proportionalität zwischen Athmung und Wachsen nicht zu erwarten, da dieses keineswegs von Athmung allein abhängt, und diese noch in anderen Funktionen dienstbar ist. Ich erinnere nur daran, wie in dem Blüthenstand der Aroideen Wärmebildung und Athmung gleichzeitig ein Maximum erreichen, welches zeitlich nicht mit dem ausgiebigsten Wachsen jenes Blüthenstandes zusammenfällt. Auch ist die Beobachtung Garreau's[1], nach welcher an Proteinstoffen reiche Pflanzentheile besonders energisch athmen, nur dahin zu deuten, dass solches in Abhängigkeit von der Vegetationsthätigkeit geschieht. Denn trotz des zunehmenden Gehaltes an Eiweissstoffen vermindert sich mit dem Wachsen die Athmungsthätigkeit in Früchten, Knollen und anderen, einem Ruhezustand entgegengehenden Organen. Natürlich wird Mangel an Proteinstoffen, wie überhaupt an Nährmaterial, sowohl die Athmung, als auch die gesammte Thätigkeit des Organismus benachtheiligen.

Methodisches. Zur Demonstration der Kohlensäurebildung geeignet ist der in Fig. 38 abgebildete Apparat, eine Zusammenstellung, welche in ähnlicher Form u. a. von Corenwinder[2]) angewandt wurde. Die zu prüfenden Objekte (Keimpflanzen, beblätterte Stengel u. s. w.) sind in etwas Wasser gestellt und unter die luftdicht einer abgeschliffenen Glasplatte aufgepasste Glasglocke *g* gebracht. Vermittelst eines bei *b* angebrachten Aspirators wird Luft durch den Apparat gesaugt, welche in dem Kaliapparat *k* und dem Barytwasser der Waschflasche *b* ihrer Kohlensäure beraubt wird, und die in den Pflanzen gebildete Kohlensäure in das Barytwasser der Waschflasche *a* überführt. Die Einschaltung der Glashähne *h* und *h'* ermöglicht die Communication der Athmungsluft mit den Waschflaschen erst zu geeigneter Zeit herzustellen. Handelt es sich um quantitative Bestimmung der in Barytwasser oder in einem Kaliapparat absorbirten Kohlensäure, so sind etwas modificirte Zusammenstellungen vorzuziehen, wie sie u. a. von Rischavi[3]), sowie von Dehérain und Moissan[4]) angewandt wurden. — Wird in einer abgeschlossenen Luftmenge die Kohlensäure absorbirt, so lässt sich durch die Volumverminderung der Consum von Sauerstoff darthun. Um dieses zu demonstriren, kann man z. B. in das aufgeblasene Ellipsoid der in Fig. 27, p. 188 abgebildeten Absorptionsröhre eine grössere Zahl jüngerer Keimpflanzen und etwas Kalilauge über das sperrende Queck-



Fig. 38.

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 36, u. Bd. 16, p. 292.
2) Annal. d. chim. et d. physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 321.
3) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 323.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 323.

silber bringen. Für feinere Bestimmungen mittelst dieser von Garreau[1] im Princip angewandten Methode haben Wolkoff und A. Mayer[2] einen geeigneten Apparat construirt.

Eine gleichzeitige Bestimmung des consumirten Sauerstoffs und der producirten Kohlensäure wurde von Saussure u. A. ausgeführt, indem das Luftgemenge, nachdem Pflanzen darin verweilt hatten, entsprechender Analyse unterworfen wurde. — Die im Athmungsprozess gebildeten Mengen von Kohlensäure und Wasser, resp. der Verlust der Pflanzen an Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, wird durch vergleichende Elementaranalyse der Samen und ihrer Keimpflanzen angezeigt, wenn während der Keimung keine in der Trockensubstanz zurückbleibende Stoffe aufgenommen werden. Ganz genaue Resultate vermag diese Methode nur zu geben, wenn keine anderen flüchtigen Stoffe im Stoffwechsel entstanden, die während des Trocknens verloren gingen.

Spezifische Athmungsthätigkeit. Das allgemeine Resultat zahlreicher Untersuchungen über die mit der Entwicklung veränderliche Athmungsthätigkeit wurde oben mitgetheilt. Wenn übrigens diese mit Herannahen des Lebensendes abnimmt und auch in ruhenden Organen gering ist, so muss naturgemäss ein Maximum während der Entwicklungszeit sowohl für die ganze Pflanze, als auch für einzelne Glieder erreicht werden. Der Verlauf der Athmungscurve ist selbstverständlich, bei constanten äusseren Bedingungen, von Vermehrung und Vergrösserung der Organe, Nährstoffvorrath u. s. w. abhängig und immer die Resultante aus der ungleichwerthigen Thätigkeit einzelner Organe und Zellen. Dieser, sowie anderer Umstände halber werden häufig sekundäre Maxima und Minima zur Geltung kommen.

Dass sehr bald nach der Quellung im Samen die Kohlensäurebildung beginnt und dann allmählich zunimmt, wurde u. a. von Huber[3], Saussure[4], Fleury[5], Wiesner[6] beobachtet, und namentlich A. Mayer[7], Borodin[8] und Rischavi[9] studirten dann näher den Verlauf der Athmungscurve für die sich entwickelnden Keimpflanzen. A. Mayer, welcher mit dem von ihm und Wolkoff construirten Athmungsapparat operirte, bestimmte das Maximum der Athmung für Keimpflanzen des Weizens, deren Plumula eine Länge zwischen 70 und 90 mm erreicht hatte. Solches war bei einer Mitteltemperatur von 11,8° C. 15—16 Tage nach begonnener Keimung, bei 23,8° C. schon nach 8 Tagen eingetreten. Die Curve steigt, insbesondere bei höherer Temperatur, schnell, um nach Erreichung des Maximums bald wieder ziemlich steil abzufallen. Rischavi, der die gebildete Kohlensäure durch Barytwasser absorbiren liess, fand für Weizen eine ähnliche Curve. Diese verlief indess während 20 Tagen annähernd parallel der Abscissenaxe, als Keimpflanzen von Vicia Faba zur Verwendung kamen, welche bei Beginn des Versuches übrigens schon Stengel von 1 cm Länge getrieben hatten. Bei dieser Pflanze erhält sich also das Maximum längere Zeit auf gleicher Höhe, während der Oel als Reservematerial führende Raps nach Borodin eine ähnliche Athmungscurve gibt, wie die stärkeführenden Weizenkeimlinge.

Schon Saussure[10] fand die auf gleiches Blattvolumen bezogene Kohlensäureproduktion geringer für ältere, als für jüngere Blätter. Dem entsprechend ergeben auch die Versuche Garreau's[11] eine grössere Athmungsthätigkeit für die sich entfaltenden Knospen, als für die ausgebildeten Blätter, mag die producirte Kohlensäure auf Frischgewicht oder auf Trocken-

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 8.
2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. III, p. 489.
3) Mémoir. sur l'influence de l'air dans la germination 1801, p. 110.
4) Mémoir. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 557.
5) Annal. d. chim. et de physique 1865, IV sér., Bd. 4, p. 44.
6) Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1871, Bd. 64, Abth. I, p. 415; auch Versuchsstat. 1872, Bd. 15, p. 135.
7) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 245.
8) Sur la respiration d. plantes 1875.
9) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 321.
10) Rech. chimiqu. 1804, p. 100; Dehérain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 327.
11) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 279; Borodin, Bot. Jahresb. 1876, p. 922.

gewicht bezogen werden. Für Blüthen zeigen die Versuche von Saussure[1]) und Anderen, entsprechend der meist schnellen Entwicklung, eine verhältnissmässig schnell steigende und fallende Athmungscurve. Wird das Volumen der Blüthe oder der Blüthenknospe = 1 gesetzt, und mit dem Volumen des verbrauchten Sauerstoffs verglichen, so ergeben sich für dieses nach Experimenten von Saussure folgende multiple Werthe:

	Zeitdauer des Versuches	Verbrauchter Sauerstoff (Vol. d. Blüthe = 1)		
		Unentfaltete Knospen	Aufgeblüht	Abblühend
Passiflora serratifolia . . .	12 Stunden	6	12	7
Cucurbita melo-pepo . . .	24 »	7,4	12	10
Hibiscus speciosus	24 »	6	8,7	7

Nach den Erfahrungen Saussure's ist in den Bluthenknospen von Arum die Athmung nicht erheblicher, als in den Bluthenknospen anderer Pflanzen, dagegen wird der Sauerstoffconsum mit der ansehnlichen Erwärmung des sich entfaltenden Bluthenstandes sehr gesteigert. Garreau[2] fand u. a., dass der mit Bluthen besetzte Spadix von Arum italicum im Maximum pr. Stunde das 31,1 fache seines Volumens an Sauerstoff verbrauchte. Das hier sehr schnelle Steigen und Fallen der Athmungscurve ist daraus zu ersehen, dass in der ersten Beobachtungsstunde derselbe Spadix nur das 10 fache, in der 4. Stunde das 31,1 fache und in der 6. Stunde das 7,7 fache seines Volumens an Sauerstoff consumirte. Weitere Mittheilungen uber diesen Gegenstand werden in dem die Wärmebildung behandelnden Kapitel gebracht werden.

Eine mit der Reifung abnehmende Athmungsthätigkeit wurde für Pflaumen und andere fleischige Früchte von Saussure[3], ebenso von Cahours[4], für Mohn- und Rapsfrüchte von Sabanin und Laskovsky[5] constatirt. Dass auch ruhende Knollen und Zwiebeln u. s. w. noch merklich athmen, ist mehrfach beobachtet worden[6]. Nach allen Erfahrungen dürfte also ein vollkommener Stillstand nur in austrocknenden Pflanzentheilen zu Stande kommen. Gänzlich ruhen übrigens, wenigstens in nur lufttrockenen Samen, die Stoffmetamorphosen nicht, da ja Samen beim Aufbewahren ihre Keimfähigkeit verlieren, und die Menge löslicher Eiweissstoffe mit dem Alter der Samen sich verringert[7]. Mit dem Tode ist die an das Leben gekettete Athmungsthätigkeit zu Ende, und durch Oxydationsvorgänge werden, wenn überhaupt, verhältnissmässig geringe Mengen von Sauerstoff absorbirt, resp. Kohlensäure producirt. Eine Ausgabe dieses Gases konnte Wortmann[8] im sauerstofffreien Raume nicht beobachten, wenn die in diesen gebrachten todten Keimpflanzen frei von Bakterien blieben. Für einen Ausschluss dieser liefern die Beobachtungen von Saussure, Marcet u. A., sowie von A. Mayer und Wolkoff[9] keine Garantie, und so muss es fraglich bleiben, in wie weit der von diesen Forschern beobachtete Sauerstoffconsum in todten Organen von der Thätigkeit lebendiger Organismen unabhangig war. Uebrigens finden ja unzweifelhaft Oxydationen mancher Pflanzenstoffe, wie z. B. der ätherischen Oele, nach dem Tode des Organismus statt.

---

1) Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 292. Nach Cahours (Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 1206) war die Kohlensäureentwicklung am ansehnlichsten während der Entfaltung der untersuchten Blüthenknospen.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 254.

3) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 163 u. 238.

4) Compt. rend. 1864, Bd. 21, p. 496. 5) Versuchsstat. 1878, Bd. 21, p. 195.

6) Vgl. z. B. Nobbe, Versuchsstat. 1865, Bd. 7, p. 451 (für Kartoffel); Heintz, Botan. Jahresb. 1873, p. 358 (für Rübe).

7) Ritthausen, Die Eiweisskörper der Getreidearten 1872, p. 210.

8) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 506.

9) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 524.

Beim Vergleich verschiedener Pflanzenarten und Pflanzenorgane ergibt sich gewöhnlich, analog wie für verschiedene Entwicklungsstadien, eine geringere Athmungsthätigkeit der langsamer vegetirenden Objekte. Beobachtungen in dieser Richtung sind in den Schriften Saussure's, Garreau's[1], u. A. zu finden. Dem entsprechend ist auch in Keimpflanzen die Athmung verhältnissmässig ansehnlich, ebenso in Blüthen[2], welche ihren blühenden Zustand meist schnell durchlaufen. Wie in anderen Vorgängen, machen sich übrigens auch hinsichtlich der Athmung individuelle Differenzen mehr oder weniger bemerklich[3].

Isolirte Pflanzentheile athmen zunächst wohl ebenso, wie im Verbande mit der Pflanze[4], doch wird im Allgemeinen die Aufhebung der Wechselwirkung zuvor vereinigter Glieder in der Athmung, wie in anderen Stoffwechselprozessen bemerklich werden. So haben Wolkoff und A. Mayer[5] in isolirten Theilen von Keimpflanzen ein allmähliches Nachlassen der Athmungsthätigkeit beobachtet und Gleiches macht sich nach Borodin[6] in abgeschnittenen, beblätterten Zweigen ziemlich bald bemerklich. Unter den maassgebenden Ursachen spielt Verminderung der Nährstoffe, insofern eine solche erzielt wird, natürlich auch eine hervorragende Rolle.

Der oft bedeutende Stoffverbrauch in der Athmung ergibt sich ohne weiteres aus der in manchen Organen ungemein ansehnlichen Kohlensäurebildung, ferner aus dem Gewichtsverlust, den Pflanzen erfahren, wenn Aufnahme von Trockensubstanz ausgeschlossen war. So ist u. a. in § 56 mitgetheilt, dass bei Cultur im Dunklen die während 20 Tagen aus 22 Maiskörnern erzogenen Keimpflanzen ein Trockengewicht von 4,529 gr ergaben, während das der Samen 8,636 gr betragen hatte. Bei fortgesetzter Cultur kann der Gewichtsverlust in manchen Keimpflanzen sogar 50 Proc. des Samengewichtes übersteigen.

Ist die Athmung ausgiebiger als die Kohlenstoffassimilation, so wird die umgebende Luft allerdings reicher an Kohlensäure, jedoch in geringerem Grade, als nach Abschluss des Lichtes. Dieses Resultat wurde sowohl mit chlorophyllreichen Blättern bei schwacher Beleuchtung, als auch mit chlorophyllarmen Pflanzen in hellem Licht erhalten. In dieser Hinsicht ist bereits früher mitgetheilt (§ 37), dass schon der geringe Chlorophyllgehalt von Neottia ausreicht, um bei intensiver Beleuchtung der Sauerstoffproduktion das Uebergewicht zu verschaffen[7]. Weitere Beispiele, dass mit geringem Chlorophyllgehalt die Kohlensäureausgabe zwar nicht aufhört, aber doch vermindert wird, liefern Versuche mit Früchten, welche zudem öfters mit herannahender Reife ihr Chlorophyll und damit die Fähigkeit, Sauerstoff zu produciren, mehr und mehr einbüssen[8]. Analoges bieten Blattknospen während ihrer Entfaltung, indem zu dieser Zeit die sehr thätige Athmung häufig bewirkt, dass selbst bei günstiger Beleuchtung die umgebende Luft Sauerstoff verliert[9].

Wird eine chlorophyllführende Pflanze in einem abgeschlossenen Luftvolumen gehalten, so bleibt die Zusammensetzung dieses, wenn beleuchtet wird, unverändert, indem zwar dauernd durch Athmung Kohlensäure entsteht, diese aber sogleich durch die As-

---

1) Vgl. die Tabelle in Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 33.

2) Ueber Athmung der Blüthen vgl. auch Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 161.

3) Vgl. z. B. Borodin, Sur la respirat. d. plantes 1875.

4) Garreau, l. c., p. 35; Boussingault, Agronom., Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 328.

5) L. c., p. 501, 523. 6) Botan. Jahresb. 1876, p. 922.

7) Lory (Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 160) fand für Orobanche gleiche Kohlensäurebildung am Licht und im Dunklen. Die Versuche dürften übrigens exakter nachzumachen sein, da die genannte Pflanze etwas Chlorophyll enthält (Wiesner, Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, p. 584).

8) Lit.: Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1786, Bd. I, p. 72; Bd. II, p. 223. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 57 u. 129, u. Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 158. Bérard, ebenda 1821, Bd. 76, p. 152, 225. Frémy, Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 656; Cahours, ebenda p. 495 u. 653.

9) Lit.: Ingenhousz, l. c., Bd. I, p. 112 u. 355; Garreau, Annal. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 16, p. 272; Corenwinder, Annal. d. chim. et d. physique 1858, III sér., Bd. 54, p. 326, u. 1878, V sér., Bd. 14, p. 118; Annal. d. scienc. naturell. 1864, V sér., Bd. 1, p. 297.

similationsthätigkeit zersetzt wird, welche ja im Stande wäre, noch grössere Kohlensäuremengen zu verarbeiten. Ist dann während der Nacht Kohlensäure in die umgebende Luft gelangt, so wird diese am Tage wieder verarbeitet, und dieser Kreislauf dauert fort, so lange die Pflanze lebt, ohne dass in der Trockensubstanz der Kohlenstoffgehalt zuzunehmen vermag. Saussure[1]), welcher dieses Verhalten richtig deutete, zeigte auch, dass eine so behandelte Pflanze viel schneller zu Grunde geht, wenn durch Einbringen von Kalilauge die austretende Kohlensäure absorbirt wird.

Historisches. Nachdem Malpighi[2]) die Nothwendigkeit der Luft für das Keimen von Samen erkannt hatte, constatirte C. W. Scheele[3]), dass bei diesem Vorgang, wie bei der Athmung der Thiere, unter Verbrauch von Sauerstoff (Feuerluft) Kohlensäure (Luftsäure) gebildet wird. Weitere Einsicht wurde insbesondere Hand in Hand mit dem Studium der Kohlenstoffassimilation gewonnen, und so begegnen wir auch hier Ingenhousz[4]) und Saussure[5]) als bedeutungsvollen Forschern. Ersterer ermittelte die allgemeine Verbreitung der Kohlensäureausgabe in verdunkelten Pflanzen und die Fortdauer jener in beleuchteten chlorophyllarmen und chlorophyllfreien Pflanzen. Saussure stellte fest, dass bei der Athmung neben Kohlensäure auch Wasser entsteht, und erweiterte überhaupt die Kenntniss der Athmungsvorgänge in eminenter Weise, wie aus vielfachen Citaten in diesem Kapitel zu ersehen ist. Hat auch Saussure nirgends klar die Gleichzeitigkeit von Athmung (inspiration) und Kohlenstoffassimilation (exspiration) in beleuchteten grünen Pflanzen ausgesprochen, so ist doch solches augenscheinlich seine Ansicht gewesen. Jedenfalls war aber die Kohlensäureproduktion als ein vitaler, der thierischen Athmung entsprechender Vorgang längst erkannt, als Liebig[6]) die Ansicht vertrat, die von der Pflanze ausgegebene Kohlensäure sei als solche aus dem Boden aufgenommen und entstamme nicht einem Stoffwechselprozess im Organismus.

Meyen[7]) hat wohl zuerst mit aller Schärfe hervorgehoben, dass Kohlensäurebildung und Kohlensäurezersetzung zwei von einander unabhängige Vorgänge seien, und auch den Werth dieser Vorgänge für die Pflanze im Allgemeinen richtig gedeutet. Auch bei Dutrochet[8]), ganz besonders aber bei Garreau[9]) und Mohl[10]) begegnen wir hinsichtlich des Verhältnisses von Athmung und Kohlenstoffassimilation unserer heutigen Auffassung conformen Vorstellungen. Der unglückliche, auch schon von Mohl bemangelte Sprachgebrauch, der beide Vorgänge Respiration (tägliche und nächtliche) nannte, ist verlassen, seitdem insbesondere Sachs (1865) betonte, dass nun die Kohlensäurebildung Athmung genannt werden darf.

Die Produkte der Athmung.

§ 69. Die Kohlensäure ist das einzige sicher auftretende gasförmige Produkt der Sauerstoffathmung, wenn wir von den Spaltpilzen absehen, welche bei gewissen Gährungsvorgängen, wie es scheint, trotz der Zufuhr von Sauerstoff, andere Gase erzeugen können. Die Ausgabe geringer Mengen von Wasserstoff, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff ist allerdings, insbesondere für keimende Samen, von einigen Forschern behauptet[11]), hat indess bei exakten Nachunter-

1) Rech. chimiqu. 1804, p. 60 u. 194. Ueber das besondere Verhalten von Bryophyllum ist in § 39 die Rede gewesen.

2) Opera omnia 1867, I, p. 108.

3) Chemische Abhandlung von der Luft, übers. von Bergmann 1777, p. 125.

4) Versuche mit Pflanzen 1786.

5) Rech. chimiqu. 1804 u. spätere schon citirte Arbeiten.

6) Die organ. Chemie in ihrer Anwendung auf Agrikultur u. Physiol. 1840, p. 30.

7) Pflanzenphysiol. 1838, Bd. 2, p. 162.

8) Mémoires, Brüssel 1837, p. 169, 185.

9) Annal. d. scienc. naturell. 1851, III. sér., Bd. 16, p. 290.

10) Grundzüge d. Anatomie u. Physiol. 1851, p. 86.

11) So von Vogel, Jahresb. d. Chemie 1854, p. 641; Schulz, Journal f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, p. 129; Fleury, Annal. d. Chim. et d. Phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 44. Hinsichtlich der Ausgabe von NH_3 u. N vgl. § 48.

suchungen eine Bestätigung nicht gefunden[1]. Vermuthlich waren jene Gase Produkte faulender Pflanzentheile oder wurden vielleicht in anderen Versuchen durch Mangel an Sauerstoff herbeigeführt, da unter diesen Umständen, wie weiterhin mitzutheilen ist, gewisse Hutpilze wenigstens Wasserstoff durch intramolekulare Athmung bilden.

Ausser durch die Abgabe von Kohlensäure wird die Trockensubstanz durch die Bildung von Wasser vermindert. Die Entstehung dieses im Athmungsprozess ermittelte schon Saussure[2], indem er nachwies, dass der Gewichtsverlust getrockneter Keimpflanzen, die keine Nährstoffe aufnehmen können, erheblicher ausfällt, als die unter Aufnahme von Sauerstoff gebildete Kohlensäure verlangt. Die Wasserbildung ergibt sich auch aus dem durch Elementaranalyse ermittelten Verhältniss von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff vor und nach der Keimung, das sich zu Ungunsten des Kohlenstoffs gestalten müsste, wenn nur Kohlensäure producirt würde. Soll auf diesem Wege die entstandene Wassermenge genau bestimmt werden, so muss einmal das Verhältniss von gebildeter Kohlensäure und verbrauchtem Sauerstoff bekannt sein und dürfen andere flüchtige Stoffe nicht erzeugt werden. Letzteres trifft in aller Strenge wohl nicht überall zu, z. B. nicht für die Spaltpilze, welche bei der Essigbereitung Alkohol zu Essigsäure oxydiren. Ausserdem hat noch Laskowsky[3] für Kürbiskeimlinge die Wasserbildung ermittelt, indem er in Apparaten operirte, welche ein Entweichen von Wasserdampf verhinderten, die nach der Entwicklung in den Keimpflanzen und im Apparate vorhandene gesammte Wassermenge feststellte und diese mit dem ursprünglich im Apparat vorhandenen Wasserquantum verglich.

Kohlensäure und Wasser sind schwerlich die einzigen Endprodukte des Athmungsprozesses, und würden es auch dann nicht sein, wenn die Kohlensäure, wie wahrscheinlich, Spaltungen entstammt, die einen in der Pflanze verbleibenden Körper liefern, welcher immer von neuem zu einer Kohlensäure abspaltenden Verbindung regenerirt wird. Eine Ermittlung der näheren Bestandtheile in der Pflanze, wenn sie auch noch so genau möglich wäre, vermag aber nicht ohne weiteres die Körper zu kennzeichnen, welche allenfalls im Athmungsprozess entstehen, da ja von diesem unabhängige Stoffmetamorphosen sicher in der Pflanze verlaufen. Das Auftreten sauerstoffärmerer, resp. sauerstoffreicherer Verbindungen, als es Kohlehydrate oder andere Ausgangsmaterialien sind, schliesst die Forderung nicht ein, dass Abspaltung von Kohlensäure, resp. Aufnahme von freiem Sauerstoff mitwirken müssen. Denn jenes Ziel könnte auch durch Zerlegung in andere Produkte erreicht werden, und es ist mindestens fraglich, ob sauerstoffreichere Körper, wie Oxalsäure, Weinsäure u. s. w. oder sauerstoffärmere Verbindungen, wie Gerbstoff, ätherische Oele, stets oder jemals in dem Athmungsprozess selbst erzeugt werden.

Mit Kenntniss des der Verarbeitung anheimfallenden plastischen Materiales ist eine Einsicht in den Verlauf des Athmungsprozesses und in die vielleicht lange Kette von Umwandlungen, welche jene Stoffe erfahren, so wenig ge-

---

1) Negatives Resultat erhielten Oudemans u. Rauwenhoff, Linnaea 1859—60, Bd. 14, p. 222; Corenwinder, Compt. rend. 1865, Bd. 60, p. 102; Sachsse, Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 19; vgl. auch Dehérain u. Landrin, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 374.

2) Rech. chimiqu. 1804, p. 17. 3) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 231.

wonnen, wie in anderen Fällen, in denen nur die Ausgangsglieder und die Endprodukte des Stoffwechsels bekannt sind. In der Athmung, als einem speziellen Stoffwechselprozess, müssen aber auch diejenigen Körper sich vertreten können, welche solches als organische Nahrung in der Pflanze vermögen. So liefern denn auch in Schimmelpilzen, welchen Eiweissstoffe oder Zucker oder organische Säuren als einzige Nahrung geboten sind, diese Körper das zur Verathmung geeignete Material, und als solches werden in anderen Pflanzen wohl alle als plastisches Material funktionirenden organischen Körper dienen können. Der Verbrauch von Stärke zu Athmungsprozessen lässt sich direkt erweisen, wenn, wie das in keimenden Samen nicht selten zutrifft, das Deficit jenes Körpers grösser ist, als die Summen anderer neu aufgetretener Stoffwechselprodukte[1], und durch solchen quantitativen Vergleich kann in geeigneten Fällen auch Oel als zur Athmung dienendes Material festgestellt werden. Zweifelhaft bleibt es aber z. B. wieder, ob das in Keimpflanzen von Leguminosen massenhaft auftretende Asparagin ein im Athmungsprozess entstehendes Produkt ist, obgleich die Verarbeitung von Proteinstoffen in der Athmung auch für Phanerogamen kaum bezweifelt werden kann, um so weniger, als es wahrscheinlich ist, dass die Kohlensäure aus einer fortwährenden Zertrümmerung von Eiweissmolekülen im lebendigen Protoplasma ihren Ursprung nimmt.

Auf das Verhaltniss von consumirtem Sauerstoff und producirter Kohlensäure kann übrigens die Natur der zu verarbeitenden Stoffe Einfluss haben, und solches tritt in der That hervor, je nachdem Oel oder Stärke verarbeitet wird. Während bei Verathmung von Stärke der Regel nach annähernd für den verbrauchten Sauerstoff ein gleiches Volumen Kohlensäure ausgegeben wird (bei vollkommener künstlicher Verbrennung von Kohlehydraten ist diese Volumgleichheit vollständig), erscheint von diesem Gase beim Keimen ölhaltiger Samen gewöhnlich ein Volumen, das oft weit hinter dem des aufgenommenen Sauerstoffs zurückbleibt. Diese Fixation von Sauerstoff in den Stoffwechselprodukten führt eine relative Zunahme jenes Elementes in der Trockensubstanz herbei, und dieses kann so weit gehen, dass, trotz der Bildung von Kohlensäure und Wasser, das Gewicht der getrockneten Keimpflanze das des Samens ein wenig übertrifft. Wenigstens fand Hellriegel[2]) eine solche Zunahme um 1,15 Proc., als er Rapssamen untersuchte, dessen Keimung bis zum Hervortreten der Würzelchen getrieben war. Offenbar hängt hier der Sauerstoffconsum mit Stoffmetamorphosen zusammen, in denen wohl Glycose und Stärke entstehen mögen, da diese beim Keimen ölhaltiger Samen zumeist auftreten. Möglicherweise durchläuft Fett überhaupt diese Umwandlung, ehe es der Athmung anheimfällt, und dieses zugegeben, wäre der durch Umwandlung von Oel in Kohlehydrate herbeigeführte Mehrverbrauch von Sauerstoff durch einen Stoffwechsel herbeigeführt, welcher nicht zur eigentlichen Athmung gehört, auch nicht allein Produkte liefert, die verathmet werden müssen, und vielleicht mit einer Entwicklung von Kohlensäure nicht verknüpft ist.

Jedenfalls wird ja in dem Sauerstoff und der Kohlensäure nur die Resultante aller Prozesse gemessen, in denen jene Gase verbraucht und gebildet werden, und in diesen Prozessen werden gelegentlich gewiss auch solche eingeschlossen sein, welche mit dem in allen Zellen thätigen und nothwendigen Athmungs-

1) Vgl. z. B. Sachsse, l. c., p. 37; Detmer, Keimung ölhalt. Samen 1875, p. 85.
2) Journal f. prakt. Chem. 1855, Bd. 64, p. 102.

vorgang nichts gemein haben. Das ist ja u. a. der Fall, wenn in todten Elementarorganen der Pflanze enthaltene ätherische Oele Sauerstoff aufnehmen oder Gerbsäure oxydirt wird, nachdem sie die Wandungen abgestorbener Zellen imbibirte. Freilich fehlen noch die Mittel, um festzustellen, welcher Gasaustausch allein der eigentlichen Athmung entspringt und welchen Werth in dem thatsächlich gemessenen Gasaustausch anderweitige Vorgänge haben. Keimpflanzen, in denen mit der Translocation und Verwendung der Reservestoffe mannigfache Stoffmetamorphosen vor sich gehen, werden vielleicht die Athmung im Gasaustausch öfters weniger rein bieten, als ausgewachsene Pflanzentheile, in denen wesentlich nur die zu ihrem Unterhalt nöthige Athmungsthätigkeit sich abspielt. Schon dieserhalb wird nicht jeder stärkeführende Samen, wie das auch thatsächlich zutrifft, ein der gebildeten Kohlensäure ganz gleiches Volumen Sauerstoff verbrauchen. Die annähernde Volumengleichheit lässt aber immerhin vermuthen, dass Kohlehydrate im Athmungsprozess wesentlich Kohlensäure und Wasser als Endprodukte liefern.

Relation zwischen O und CO_2, Bildung von Wasser. Nach den Versuchen von Saussure, welche freilich, weil in abgegrenzten Luftvolumen ausgeführt, keine grosse Genauigkeit garantiren, machen sich beim Keimen stärkehaltiger Samen immerhin erhebliche Abweichungen in den Volumverhältnissen von Sauerstoff und Kohlensäure bemerklich, und die Relation dieser Gase bleibt auch in verschiedenen Entwicklungsphasen nicht gleich. Während dieser Forscher in Keimpflanzen des Weizens ein dem verbrauchten Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet fand, trat letztere in relativ grösserer Menge in Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris, in relativ geringerer Menge aber in Keimpflanzen von Faba vulgaris auf. Die jungen Keimpflanzen von Phaseolus verbrauchten u. a. bei 19° C. innerhalb 96 Stunden 24,11 ccm Sauerstoff, während 25,47 ccm Kohlensäure in der umgebenden Luft gefunden wurden. Solche Schwankungen fallen übrigens nicht allein auf Fehler der gasometrischen Methode, da die Ergebnisse der Elementaranalyse von Samen und Keimpflanzen zu gleichem Resultate führen. Derartige Versuche sind u. a. ausgeführt von Boussingault[2]), Sachsse[3]) und Detmer[4]), und nach den Experimenten dieses letztgenannten Forschers sind nachstehende Zahlenwerthe mitgetheilt. Diese beziehen sich auf Maispflanzen, welche sich im Dunklen entwickelt und an Trockensubstanz zurückgelassen hatten (I) nach 8 Tagen 90,99 Proc., (II) nach 4 Wochen 60,19 Proc., (III) nach 5 Wochen 51,01 Proc. In der nachstehenden Tabelle ist mitgetheilt, wie viel, mit Bezug auf Trockensubstanz, 100 gr Maissamen an C, H und O verloren, während die Keimpflanzen bis zur I, resp. II, resp. III Entwicklungsperiode fortschritten.

	I. Nach 8 Tagen		II. Nach 4 Wochen		III. Nach 5 Wochen	
	Verlust gr	C = 1	Verlust gr	C = 1	Verlust gr	C = 1
C	4,57	1	18,69	1	23,10	1
H	1,46	0,32	2,98	0,11	3,75	0,16
O	3,06	0,67	18,19	0,97	22,30	0,97

Aus den Verhältnisszahlen (C = 1) ist sogleich zu ersehen, dass nicht in allen Entwicklungsphasen C, H und O in gleicher Relation verloren gehen, und zu demselben Resultate

1) Mémoir. d. l. soc. d. physique de Génève 1833, Bd. 6, p. 547, 554.
2) Annal. d. scienc. natur. 1838, II sér., Bd. 10, p. 257.
3) Keimung von Pisum sativ. 1872, p. 30.
4) Unters. über die Keimung ölhaltiger Samen 1875, p. 70.

haben auch die von Sachsse mit Erbse angestellten Versuche geführt. Wird aber der Verlust, welchen die Trockensubstanz der Keimpflanzen bezüglich jener Elementarstoffe erleidet, nur durch Bildung von CO_2 und H_2O herbeigeführt, so kann zwischen producirter Kohlensäure und consumirtem Sauerstoff natürlich nicht in allen Entwicklungsstadien ein gleiches Verhältniss eingehalten worden sein. Ferner sagen obige Zahlen aus, dass es sich nicht allein um eine glatte Verbrennung von Stärke handeln kann, da in dieser die Gewichtsverhältnisse besagter Elemente etwas anderes sind (C = 1; H = 0,14; O = 1,11), als die in der Tabelle hinsichtlich der Verluste mitgetheilten Verhältnisszahlen. Aus obigen Verlusten ist übrigens auch zu ersehen, dass Wasser bei der Keimung gebildet wird.

Dass beim Keimen ölhaltiger Samen[1]) die ausgegebene Kohlensäure wesentlich hinter dem aufgenommenen Sauerstoff zurückbleiben kann, wurde zuerst von Saussure[2]) ermittelt. Dieser brachte je 1 gr der Samen, nachdem sie 24 Stunden lang in Wasser eingequellt worden waren, in ein kalibrirtes Gefäss, das 250 ccm fasste und mit Quecksilber gesperrt war, auf welchem sich eine dünne Wasserschicht befand. Am Ende des Versuches wurde das Gesammtvolumen des Gases, sowie der Gehalt an Sauerstoff und Kohlensäure ermittelt. Die Würzelchen der Keimpflanzen erreichten während der Versuchszeit eine Länge von 10—16 mm.

Samen von:	Dauer des Versuchs	Verminderung des Gasvolums	Verbrauchter O	Gebildete CO_2	Temperatur
Cannabis sativa . .	43 Stunden	—6,48 ccm	19,7 ccm	13,26 ccm	22° C.
Brassica oleracea .	42 »	—7,7 »	31,4 »	24,39 »	21,5° C.
Media sativa	72 »	—3,75 »	15,83 »	11,94 »	15° C.

Ein entsprechendes Resultat hat Detmer (l. c. p. 34) mit Hanfsamen erhalten. Wenn in Experimenten von Oudemans und Rauwenhoff[3]) mit Senfkeimlingen, sowie Dehérain's und Landrin's mit Keimpflanzen von Leinsamen, Raps und Lepidium sativum keine wesentliche Abnahme des Gesammtvolumens gefunden und in den Experimenten des letztgenannten Forschers die Volumina von verbrauchtem Sauerstoff und gebildeter Kohlensäure nicht wesentlich verschieden ausfielen, so mag bei diesen, in beschränktem Luftvolumen ausgeführten Versuchen die Ursache wohl in den unten zu nennenden Fehlerquellen zu suchen sein. Denn die Elementaranalysen, welche Fleury[5]), Detmer und Laskovsky von Keimpflanzen ölhaltiger Samen lieferten, bestätigen, dass in dem Trockensubstanzverlust der Sauerstoff in wesentlich geringerem Verhältnisse betheiligt ist, als bei Keimlingen stärkehaltiger Samen. Ja es kann sogar der Sauerstoffgehalt der Keimlinge den des ölhaltigen Samens übertreffen, und in Folge der Bindung von Sauerstoff nimmt natürlich das Trockengewicht mit dem Keimen in geringerem Grade ab, als es sonst der Fall sein würde.

In einem von Detmer[6]) mit Hanf angestellten Versuche hatte das hypocotyle Glied der Keimpflanze im Laufe von 7 Tagen eine Länge von 2—3 cm erreicht. Hierbei war das Trockengewicht der Keimpflanzen um 3,03 Proc. verringert, und der Fettgehalt hatte, bezogen auf lufttrocknen Samen, um 15,56 Proc. abgenommen, indem er während dieser Entwicklung von 32,65 Proc. auf 17,09 Proc. zurückgegangen war. Dabei waren von 100 gr trockener Samen 2,65 gr C und 0,44 gr H verloren gegangen, während der Sauerstoff absolut um 0,23 gr zugenommen hatte. Diese Aufnahme von Sauerstoff in die Pflanze stellt sich sogar auf 4,69 Proc. in Versuchen Laskovsky's[7]) mit Kürbis, während zugleich der Kohlenstoff, auf 100 gr Trockensubstanz des Samens bezogen, um 8,98 gr, der Wasserstoff um 1,03 gr abgenommen hatte. Uebrigens verliert nach Laskovsky die Trockensubstanz in dem ersten Stadium der Keimung des Kürbissamens zunächst etwas Sauerstoff. Die Sauerstoffaufnahme

1) Vgl. § 56. 2) Biblioth. univers. de Génève 1842, n. s., Bd. 40, p. 368.
3) Linnaea 1858—59, Bd. 30, p. 217.
4) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 364.
5) Annal. d. chim. et d. phys. 1865, IV sér., Bd. 4, p. 47. 6) L. c., p. 30.
7) Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 235 u. 240. Experiment Nr. IV.

ist dann (vgl. die Zusammenstellungen l. c. p. 237) ungleich mit den Entwicklungsstadien, und würde es gewiss auch für verschiedene Theile der Keimpflanze sein, wenn deren bezüglicher Stoffwechsel miteinander zur Vergleichung käme. Ebenso wird wohl mit dem Uebergang von Oel in Kohlehydrate auch die Ungleichheit im Gaswechsel aufhören, welche stärkehaltige und ölhaltige Samen zeigen.

Fehler durch Absorption u. s. w. Die Veränderung, welche andere Pflanzentheile in der umgebenden Luft erzielen, ist zwar vielfach geprüft worden, doch ist es in der That fraglich, in wie weit damit ein richtiges Maass für die in der Athmung erzeugten und verbrauchten Gase gewonnen wurde. Denn die ungleiche Absorptionsfähigkeit verschiedener Gase muss ja unvermeidlich Fehler herbeiführen, welche insbesondere in begrenzten und dieserhalb mit der Zeit ihre Zusammensetzung ändernden Luftgemengen einen variablen Werth annehmen. Mit der Verminderung des Sauerstoffes wird ferner intramolekulare Athmung einen Ueberschuss von Kohlensäure erzeugen können, der bei genügendem Sauerstoffvorrath nicht entstanden wäre, und dieser Umstand hat sicher in nicht wenigen Versuchen mitgewirkt. Diese und andere Fehler kommen freilich für die vorhin erwähnten Experimente mit Keimpflanzen gleichfalls in Betracht, ohne übrigens deshalb, wenn auch die gasometrischen Messungen keine ganz exakten Resultate lieferten, die oben gezogenen allgemeinen Schlussfolgerungen in Frage zu stellen, um so weniger, als ja die Elementaranalyse der Trockensubstanz zu gleichem Resultate führte. Die abweichenden Resultate, welche von einigen Forschern bei der Messung des durch keimende ölhaltige Samen erzielten Gasaustausches erhalten wurden, mögen wohl wesentlich durch Mitwirkung intramolekularer Athmung bewirkt worden sein.

Das Gesammtvolumen der abgesperrten Gasgemenge wird auch dadurch modificirt, dass im Athmungsprozess nicht betheiligte Gase in der Pflanze absorbirt werden oder in den gasförmigen Zustand zurückkehren. Solches geschieht in oft erheblicher Weise mit dem Stickgas, das nach allen exakten Erfahrungen Pflanzen weder verarbeiten können noch in der Athmung oder in anderen Vorgängen bilden (vgl. § 48). Die vorliegenden Untersuchungen lassen übrigens noch unentschieden, ob Pflanzen in gegebenen Fällen ansehnlichere Mengen von Stickgas absorbiren oder condensiren, welches letztere nach Dehérain und Landrin[2] allerdings für viele Samen zutreffen soll. Thatsache ist übrigens, dass zuweilen eine ziemlich erhebliche Menge des in Wasser ja nicht sehr löslichen Stickgases in begrenzte Gasgemenge aus Pflanzen austritt.

Die Erfahrungen über Absorption von Sauerstoff und insbesondere von Kohlensäure in Pflanzen sind nicht ausreichend, um die Grenzen der hierdurch herbeigeführten Fehler abschätzen zu können. Die Löslichkeit in reinem Wasser darf aber insbesondere für die Kohlensäure nicht als Maassstab genommen werden, da eine grössere Absorption dieser durch mannigfache Verhältnisse erzielbar ist[3] und wohl auch in den Pflanzen realisirt sein mag. Thatsächlich werden in Geweben erhebliche Mengen von Kohlensäure zurückgehalten, doch ist es fraglich, ob allein hierdurch die sehr bedeutenden Volumveränderungen erzielt werden, welche Cactus, Bryophyllum u. a., insbesondere saftige Pflanzentheile hervorrufen, wenn sie nach Beleuchtung dunkel gehalten werden. In § 39 ist darauf hingewiesen, wie vielleicht unter Bindung von Sauerstoff andere Körper entstehen, deren Zersetzung im Licht wieder unter Produktion von Sauerstoff eine Volumzunahme herbeiführt. Dieserhalb ist es auch fraglich, ob es allein von Absorption producirter Kohlensäure herrührte, dass nach Saussure ein Cactusstengel erst Kohlensäure abgab, nachdem er das 1 1/4fache seines Volumens an Sauerstoff aufgenommen hatte, dann aber weiterhin das Volumen der umgebenden Luft nicht mehr änderte, indem ein dem Sauerstoff gleicher Raumtheil Kohlensäure auf-

---

1) Saussure hat seine Angaben über vermeintliche Bildung oder Verarbeitung von Stickgas z. Th. selbst zurückgenommen. Vgl. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 127; Annal. d. chim. et d. physique 1822, Bd. 21, p. 280; Memoir. d. l. soc. d. physique de Genève 1833, Bd. 6, p. 562.

2) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V ser., Bd. 19, p. 165. Vgl. auch Compt. rend. 1875, Bd. 81, p. 198, u. Leclerc, ebenda 1875, Bd 80, p. 26. — Auch Wasserstoff soll nach den genannten Forschern in Samen condensirt werden.

3) Z. B. bindet nach Fernet eine Lösung von Natronphosphat viel Kohlensäure.

trat[1]. Eine ziemlich ansehnliche Absorption der Kohlensäure in saftigen Pflanzentheilen ist aber zweifellos. Es ergibt sich dieses daraus, dass nach den Erfahrungen Saussure's (l. c. p. 79 u. 111) ein Cactusstengel, nachdem er am Licht verweilte, in einer kohlensäurereichen Luft Kohlensäure in nicht unerheblicher Menge aufnimmt und von diesem Gase wieder ausgibt, wenn er nach der Sättigung in gewöhnliche Luft gebracht wird. Letzteres hat Borodin[3] auch für Keimpflanzen nachgewiesen, nachdem diese in einer Luft verweilt hatten, welcher die durch Athmung gebildete Kohlensäure nicht entzogen wurde. Wie viel Kohlensäure thatsächlich in lebendigen Geweben absorbirt werden kann, darüber liegen entscheidende Versuche noch nicht vor[2], und können solche durch einfaches Auspumpen der Gase aus lebenden Pflanzen nicht gewonnen werden.

Anderweitige Beobachtungen über Volumverhältnisse. Unter Erwägung der besagten Verhältnisse kann es nicht Wunder nehmen, dass ein geringeres Volumen von Kohlensäure ausgegeben wird, sobald Pflanzentheile mit diesem Gase nicht gesättigt sind. Das ist ja auch der Fall, wenn chlorophyllführende Pflanzen nach zuvoriger Beleuchtung ins Dunkle kommen, oder wenn der Kohlensäuregehalt in der Umgebung zunimmt, wie das bei Versuchen im abgeschlossenen Luftvolumen zutrifft. Dabei kann für die Aenderung des Gesammtvolumens des abgesperrten Gasgemenges auch die Ausgabe oder Aufnahme von Stickgas wesentlich in Betracht kommen. Thatsächlich ist bei solchen Experimenten mit verschiedenen Pflanzen sehr häufig, jedoch nicht ausnahmslos, eine Verminderung des Gesammtvolumens und eine hinter dem aufgenommenen Sauerstoffvolumen zurückbleibende Ausgabe von Kohlensäure beobachtet. Saussure[4] fand solches für grüne, zuvor beleuchtete Pflanzentheile allgemein, doch blieb bei Verwendung fleischiger Pflanzentheile die producirte Kohlensäure weiter hinter dem consumirten Sauerstoffvolumen zurück, als bei Operation mit nicht fleischigen Pflanzentheilen, welche auch sehr bald nach dem Verdunkeln Kohlensäure ausgaben. Uebrigens hat Saussure gleichsinnige Aenderungen im Gasgemenge beobachtet, als er mit fleischigen Wurzeln arbeitete, und Grischow[5] berichtet Aehnliches für Hutpilze. Ferner kamen Dehérain und Moissan[6], für verschiedene Pflanzentheile zu ähnlichen Resultaten und bemerkten, dass das exhalirte Kohlensäurevolumen bei niederer Temperatur erheblicher hinter dem verbrauchten Sauerstoffvolumen zurückblieb als bei höherer Temperatur.

Nach weiteren Untersuchungen Moissan's[7], welche dieses für verschiedene Pflanzen und Pflanzentheile bestätigen, sollen bei einer gewissen, spezifisch verschiedenen Temperatur die Volumina von Kohlensäure und Sauerstoff gleich ausfallen und bei noch weiter gesteigerter Temperatur soll von dem letztgenannten Gase ein hinter der gebildeten Kohlensäure zurückbleibendes Volumen verbraucht werden. Diese gasometrischen Erfahrungen bieten aber keine zweifellose Garantie, dass sie den realen Ausdruck für die wirklich im Athmungsprozess verbrauchten, resp. producirten Gase vorstellen. Denn mit der Temperatur ändern sich auch die Absorptionsverhältnisse, und u. a. kommt in Betracht, dass das abgeschlossene Luftgemenge um so schneller ärmer an Sauerstoff wurde, je thätiger die Athmung war. In dieser dürfte übrigens sehr wohl die Relation von Sauerstoff und Kohlensäure mit der Temperatur veränderlich sein können.

---

1) Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 64. 2) Sur la respiration 1875, p. 6.

3) Einige Beobachtungen über die in Rüben absorbirten Gase bei Heintz (Bot. Jahresb. 1873, p. 360), für Kürbiskeimlinge bei Laskovsky (Versuchsstat. 1874, Bd. 17, p. 223). Vgl. Kap. III. — Ueber Absorption von Gasen in Zellwänden Böhm, Annal. d. Chem. 1877, Bd. 185, p. 257.

4) Rech. chimiqu. 1804, p. 61, 110. 126; Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 151.

5) Ueber die Athmung d. Gewächse 1819, p. 161. — In dieser Arbeit findet sich auch vielfache Bestätigung der Saussure'schen Versuche. — Mit Hutpilzen experimentirte auch Marcet, Mém. d. l. soc. d. physique d. Génève 1836, Bd. 7, p. 191. Versuche mit Orobanche bei Lory, Annal. d. scienc. naturell. 1847, III sér., Bd. 8, p. 160. Versuche mit anderen Pflanzen auch bei Garreau, ebenda 1851, III sér., Bd. 15, p. 10.

6) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 342.

7) Ebenda 1878, VI sér., Bd. 7, p. 322.

Bei welchen einzelnen Stoffmetamorphosen gasförmige Produkte entstehen, und welchen Einfluss auf den Gasaustausch eventuell die Verarbeitung bestimmter Stoffe, ausser Kohlehydraten und Fetten, hat, ist noch nicht sicher ermittelt. Da auch die stärkehaltigen Samen von Phaseolus, Pisum, Vicia faba, nach den Versuchen von Saussure und Sachsse, ein dem verbrauchten Sauerstoff ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure bilden, so hat also die massenhafte Produktion von Asparagin aus Eiweissstoffen keinen Einfluss auf die besagten Volumverhältnisse. Dieserhalb ist natürlich das Fehlen eines direkten Zusammenhanges mit Athmungsprozessen nicht erwiesen, kann aber auch nicht unbedingt behauptet werden, obgleich wahrscheinlich im Athmungsprozess dauernde Zerspaltungen von Eiweissstoffen wirksam sind. In wie weit, abgesehen von der Verarbeitung fetten Oeles, die Entstehung von sauerstoffreicheren aus sauerstoffärmeren Produkten oder die umgekehrte Verwandlung einen Einfluss auf den Gaswechsel hat, ist noch nicht untersucht[1].

Intramolekulare Athmung.

§ 70. Wird lebensthätigen Pflanzen oder Pflanzentheilen der Sauerstoff entzogen, indem sie in Wasserstoff, Stickstoff u. s. w. oder in einen luftleeren Raum gebracht werden, so dauert die Entwicklung von Kohlensäure fort, und eine entsprechende Zunahme des umgebenden Gasvolumens ist jetzt die naturgemässe Folge. Zugleich entstehen andere Produkte, die während der Sauerstoffathmung fehlen oder wenigstens in geringer Menge auftreten. Zu den erst nach Sauerstoffabschluss sich ausbildenden Stoffen gehört Alkohol, der, wenn wir von Spaltpilzen absehen, bisher in allen Pflanzen, wenn auch zuweilen in nur geringer Menge gefunden und nur in Polyporus destructor von Müntz[2] vermisst wurde. Ausserdem stellen sich organische Säuren, unter diesen Essigsäure, reichlicher ein, und Geruch, sowie Geschmack von Aepfeln, Pflaumen und anderen Früchten verrathen die Bildung von Stoffen, welche während der Sauerstoffathmung fehlen. Gewöhnlich ist das einzige gasförmige Produkt Kohlensäure, doch tritt neben dieser Wasserstoff auf, wenn Mannit verarbeitet wird. Ausser in Abhängigkeit von dem plastischen Materiale sind die Produkte auch spezifisch variabel, und die verhältnissmässigen Mengen ändern sich augenscheinlich mit Fortdauer der Sauerstoffentziehung. Dieserhalb wird auch keine fest bestimmte Relation zwischen Alkohol und Kohlensäure gefunden.

Obgleich die Gährungsvorgänge im folgenden Paragraphen gesondert besprochen werden sollen, so dürfen wir doch auch hier schon einige Rücksicht auf dieselben nehmen. Denn wir haben die Gährungen als einen in besonderer Weise erweiterten Athmungsstoffwechsel anzusprechen, in welchem freilich mit der Anpassung der Organismen (Spross- und Spaltpilze) spezifische Eigenheiten sich ausbildeten. Zu diesen gehört es auch, dass freier Sauerstoff, sofern er geboten ist, zwar in Menge verbraucht wird, jedoch die Gährungsumsetzungen nicht hemmen muss. Mit dem Mangel vergährungsfähiger Stoffe, auch wenn anderweitig nutzbare Nahrung reichlich geboten ist, verhalten sich Spross- und Spaltpilze mit und ohne Sauerstoff wesentlich wie andere Pflanzen. Die durch

---

1) Nach Saussure (Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 19, p. 239) binden unreife, nicht aber reife Weintrauben Sauerstoff. Unser Autor vermuthet hier einen Zusammenhang mit der Bildung der relativ sauerstoffreichen organischen Säuren.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 86.

Spaltpilze bewirkten verschiedenen Gährungen lehren aber, wie in Abhängigkeit von dem gebotenen Material und den Organismen sehr verschiedenartige Körper entstehen, unter denen verschiedene Gasarten vorkommen, während Alkohol fehlen kann.

Zum Unterhalt der intramolekularen Athmung dienen plastische Materialien im analogen Sinne wie in der Sauerstoffathmung. Der Consum von Kohlehydraten in den im sauerstofffreien Raum gehaltenen Früchten u. s. w. ist von verschiedenen Forschern festgestellt[1], ebenso wird die Verbreitung von Mannit durch die schon erwähnte Entwicklung von Wasserstoff angezeigt. Indess können nicht wenige Körper nur bei Sauerstoffzutritt verarbeitet werden. So kann z. B. nur unter dieser Bedingung der Alkohol den Sprosspilzen zur Nahrung dienen, und ebenso verhält es sich mit vielen Stoffen, die in den durch Spaltpilze vermittelten Gährungen entstehen.

So lange turgescente Pflanzen lebendig sind, wird in ihnen Kohlensäure durch intramolekulare Athmung erzeugt, und mit dem Erlöschen dieser kann deshalb die Pflanze auch durch Sauerstoffzufuhr nicht zum Leben zurückgerufen werden. Wie alle vom Leben abhängigen Funktionen mit ungünstigen Verhältnissen geschwächt werden, verringert sich auch allmählich die intramolekulare Athmung. Das Leben vergänglicher Blüthen kann schon nach wenigen Tagen im sauerstofffreien Raum erloschen sein, in einem solchen fand Brefeld[2]) für Weintrauben während 10—16 Tagen reichliche Kohlensäurebildung, die erst nach 4—6 Wochen ganz erlosch. Dieses war für einige Keimpflanzen erst nach 5—6 Wochen, in Erbsenkeimlingen sogar erst nach 3 Monaten erreicht, nachdem ein die Pflanzentheile um das 7—8 fache übertreffendes Volumen Kohlensäure gebildet worden war. In den Versuchen von Lechartier und Bellamy[3]) entwickelten Birnen, Aepfel und andere Früchte während 5 Monaten und selbst noch länger Kohlensäure, von der z. B. 1762 ccm entstanden, als 2 Birnen (= 282 gr) in einem sauerstofffreien Raum gehalten wurden. Nach den bisherigen Versuchen wird in der ersten Zeit nach Sauerstoffabschluss ebensoviel Kohlensäure gebildet, als in der normalen Athmung producirt worden wäre.

Vergleichende Versuche über die mit und ohne Sauerstoff gebildete Kohlensäure wurden von Wortmann[4] mit jungen Keimlingen von Vicia faba, sowie von Phaseolus vulgaris und multiflorus angestellt. Der Sauerstoffabschluss war erzielt, indem die Keimlinge durch das sperrende Quecksilber in das Vacuum einer Barometerröhre gebracht wurden. Die in das Vacuum eingetretene Gasmenge entsprach der producirten Kohlensäure, da nur dieses Gas auftrat. Die Ermittlung der normalen Athmung geschah an gleichartigen Objekten in Absorptionsröhren, in welchen auf dem sperrenden Quecksilber sich Kalilauge befand. Die Volumverminderung der eingeschlossenen Luft diente so als Maass für die entstandene Kohlensäure. In der nachstehenden Tabelle sind einige der von Wortmann mit Vicia faba? erhaltenen Resultate mitgetheilt. Die mit N überschriebenen Verticalcolumnen beziehen sich auf normale, die mit J überschriebenen auf intramolekulare Athmung.

---

1) Lechartier u. Bellamy, Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 466; Pasteur, Etude s. l. bière 1876, p. 260; de Luca, Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 302.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 327.

3) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1204. — Vgl. auch ebenda 1874, Bd. 79, p. 949 u. 1006.

4) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 500.

Anzahl der Samen		Gewicht gr		Versuchsdauer Stunden		Gebildete CO_2 ccm		CO_2 auf 1 gr u. 1 Stunde berechnet ccm	
N	J	N	J	N	J	N	J	N	J
5	5	3,66	3,52	5	7	2,4	2,75	0,13	0,11
7	5	5,07	3,57	14	7	6,35	1,99	0,089	0,079
8	7	4,545	4,99	8	7	3,53	3,518	0,096	0,100
7	6	5,135	4,3	7	7	3,495	2,807	0,097	0,093

Wenigstens auf gleiches Gewicht der Keimlinge bezogen, ist kein Unterschied in der durch normale, resp. intramolekulare Athmung gebildeten Kohlensäure zu bemerken. Gleiches Resultat (l. c. p. 508) lieferten Experimente mit Blüthenköpfen von Doronicum caucasicum und in Wachsthum begriffene Stengeltheile von Paeonia peregrina. Auch stimmt hiermit überein ein Versuch, welchen Mossan[1] mit einem knospentragenden Zweige von Aesculus hippocastanum anstellte. Mit Verlängerung der Versuchsdauer müssen die Werthe für intramolekulare Athmung zu gering ausfallen, da die Kohlensäurebildung allmählich abnimmt. So fand u. a. Wortmann (l. c., p. 343) bei Verwendung von 6 Keimlingen von Vicia faba, deren Gewicht 4,3 gr war, pr. Stunde folgende Mengen Kohlensäure im Vacuum gebildet: 1 Stunde nach Beginn des Versuches 0,434 ccm; 2 Stdn. 0,544 ccm; 3 Stdn. 0,451 ccm; 5 Stdn. 0,306 ccm; 7 Stdn. 0,284 ccm. Uebrigens scheint, insbesondere im Anfang, die Kohlensäurebildung schnell abzunehmen, da die Senkung bei Vergleich aufeinanderfolgender Tage eine nur allmähliche ist. In einem Versuche Wortmann's gaben 8 Keimlinge von Vicia faba (= 4,759 gr) im Vacuum an Kohlensäure, am 1. Tage der Versuchsreihe 5,704 ccm, am 2. Tage 5,417 ccm; am 4. Tage 4,898 ccm; am 6. Tage 4,329 ccm.

Nach Lechartier, Brefeld, Wortmann war das entwickelte Gas reine Kohlensäure, doch tritt gewiss zunächst auch vielfach von dem in der Pflanze enthaltenen Stickgas in die Umgebung über. Die Entwicklung von Wasserstoff in der intramolekularen Athmung scheint (abgesehen von Spaltpilzen) an die Verarbeitung von Mannit geknüpft zu sein. Denn Müntz[2] fand, dass immer nur diejenigen Hutpilze Wasserstoff gaben, in welchen Mannit vorhanden war (vgl. § 56), und in diesen hörte die Bildung des fraglichen Gases sogleich nach Zutritt von Sauerstoff auf. Die Menge des producirten Wasserstoffes, wenn die Hutpilze in reine Kohlensäure gebracht waren, fiel ziemlich ansehnlich aus, da u. a. 200 gr frischer Agaricus campestris in 36 Stunden 39,13 ccm Wasserstoff lieferten. Nach de Luca[3] bildeten auch Wasserstoff bei Aufenthalt in reiner Kohlensäure die Blätter, Blüthen und unreifen Früchte von Oliven, ferner die Blätter von Liguster, Platane und Eugenia australis. Unter diesen ist für Oliven und für Liguster[4] das Vorhandensein von Mannit constatirt, während dessen Vorkommen in den beiden andern Pflanzen durch die Entwicklung des Wasserstoffs wahrscheinlich wird. Die Abhängigkeit der Wasserstoffentwicklung von der Mannitverarbeitung wird noch weiter dadurch dargethan, dass reife Olivenfrüchte keinen Mannit enthalten, aber auch keinen Wasserstoff entwickeln. Auch liefert Mannit, der übrigens durch Addition von Wasserstoff aus Glycose darstellbar ist, beim Vergähren durch Sprosspilze Wasserstoff[5]. Die älteren, später bestrittenen Angaben Humboldt's[6] und Marcet's[7] über Produktion von Wasserstoff in Hutpilzen dürften durch Operation in sauerstofffreien, resp. ungenügend sauerstoffhaltigen Gasgemengen ihre Erklärung finden.

---

1) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 7, p. 336.

2) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 67. Die Arbeit ist abgedruckt in Boussingault, Agronomie etc. 1878, Bd. 6, p. 211. — Die Entwicklung von H aus Schimmelpilzen beobachtete Selmi (Botan. Jahresb. 1876, p. 116).

3) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 6, p. 292.

4) Husemann, Die Pflanzenstoffe 1871, p. 611.

5) Vgl. Müntz, l. c., p. 80. Vgl. auch Cugini, Bot. Jahresb. 1875, p. 288, u. 1876, p. 116.

6) Aphorismen aus d. chem. Physiol. d. Pflanzen 1794, p. 122.

7) Annal. d. chim. et d. physique 1829, Bd. 40, p. 321.

Alkoholbildung. Die Menge des bei Ausschluss von Sauerstoff auftretenden Alkohols ist ziemlich veränderlich, wie aus den Bestimmungen von Pasteur, Brefeld und Müntz[1] zu ersehen ist. Nach Brefeld (l. c., p. 327) überschritt der Alkohol in Blättern und Blüthen nicht $^1/_2$ Proc. des Frischgewichts, erreichte dagegen in Kirschen 1,8—2,5 Proc., in Erbsenkeimlingen sogar 5 Proc. Nach den Beobachtungen Brefeld's an Weintrauben kann auch der Alkoholgehalt bei fortgesetzter intramolekularer Athmung sich wieder verringern, vermuthlich indem er zur Bildung von Aetherarten verwandt wird. Schon diese Bemerkung sagt, dass eine bestimmte Relation zwischen Alkohol und Kohlensäure nicht besteht, und ausserdem, wie auch noch andere Erfahrungen lehren, die Produkte mit Fortdauer der Sauerstoffentziehung bis zu gewissem Grade variabel sind.

Eine Fortdauer der Kohlensäurebildung nach Ausschluss von Sauerstoff ist schon vor langer Zeit, u. a. von Rollo[2], Saussure[3] und Berard[4] beobachtet worden. Indess wurde auf dieses Phänomen früher kein Werth gelegt, ebenso nicht auf die Alkoholbildung, welche nach verschiedenen Forschern sich in Früchten u. s. w. im sauerstofffreien Raume einstellen soll[5]. Oefters dürften übrigens hierbei Sprosspilze mitgewirkt haben, und in den eine Kohlensäurebildung constatirenden Experimenten ist wohl nicht immer die grösste Sorgfalt auf vollkommenen Ausschluss von Sauerstoff verwandt worden. Entscheidend für die Produktion von Kohlensäure und Alkohol ohne Mitwirkung von Gährungsorganismen wurden die Experimente von Lechartier und Bellamy (l. c.), Pasteur[6], Traube[7], Brefeld (l. c.) und Müntz (l. c.). In manchen Versuchen der erstgenannten Forscher mögen übrigens noch Gährungspilze mitgespielt haben, deren Fehlen in anderen Experimenten, insbesondere auch denen Brefeld's, sorgfältig constatirt wurde. In der That muss Sorgfalt auf den Ausschluss dieser Organismen gelegt werden, da dieselben, wenn sie auf der Oberfläche von Früchten sich ansiedeln, nach Nägeli[8] eine in das Innere dieser sich fortsetzende Wirkung erzielen können.

Gährung.

§ 71. Die oft sehr ausgedehnten Stoffumwandlungen, welche durch Spross- und Spaltpilze (Fermentorganismen) gelöste oder auch feste organische Körper erfahren, werden Gährung genannt, sofern eben nicht allein Produkte vollständiger Verbrennung entstehen. Die Gährungsprodukte sind je nach den spezifischen Eigenschaften des Fermentorganismus verschiedener Art, übrigens auch abhängig von den zur Verarbeitung kommenden Stoffen. Während die Sprosspilze nur Zucker, unter Bildung von Alkohol und Kohlensäure, zu vergähren vermögen, erzeugen Spaltpilze verschiedene Gährungen, welche nach den hauptsächlich sich bemerkbar machenden Produkten als Milchsäuregährung, Buttersäuregährung, schleimige Gährung, Essigsäuregährung, faulige Gährung (Fäulniss) u. s. w. benannt werden. Im Allgemeinen hängt die Qualität der Gährung aber auch von der wirkenden Spaltpilzform ab, so dass z. B. eine Zuckerlösung der Milchsäuregährung, Buttersäuregährung oder Schleimgährung anheimfällt, je nachdem dieser oder jener Spaltpilz die Umsetzung besorgt. Die

1) L. c. u. Annal. d. chim. et d. physique 1878, V ser., Bd. 13, p. 545. Diese Versuche wurden mit ganzen, in Blumentöpfen befindlichen Pflanzen ausgeführt.

2) Annal. d. chimie 1798, Bd. 25, p. 42.

3) Rech. chimiqu. 1804, p. 201.

4) Annal. d. chim. et d. physique 1821, Bd. 16, p. 174. — Aus jüngerer Zeit vgl. Broughton, Bot. Ztg. 1870, p. 647; Pfeffer, Arbeit. d. Würzburger Instituts 1871, Bd. 1, p. 34.

5) So Dumont (Neues Journal f. Pharmacie 1819, Bd. 3, p. 568); Döbereiner (Gilbert's Annal. d. Physik 1822, Bd. 72, p. 430). Andere Lit. bei Dopping u. Struve, Journal f. prakt. Chem. 1847, Bd. 41, p. 271.

6) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1056 u. l. c.

7) Bericht d. chem. Ges. 1874, p. 885.

8) Theorie d. Gährung 1879, p. 43.

Natur des zu verarbeitenden Materiales macht sich übrigens auch in den Produkten bemerklich, und es ist schon im vorigen Paragraphen mitgetheilt, dass Wasserstoff in der Alkoholgährung nur auftritt, wenn Mannit, nicht aber wenn andere Zuckerarten durch Sprosspilze umgesetzt werden[1].

Die Sprosspilze haben überhaupt nur die Fähigkeit, Gährung zu erzeugen, wenn ihnen bestimmte Zuckerarten geboten sind, und vermögen unter anderen den Milchzucker nicht zu vergähren, welcher ihnen bei Sauerstoffzutritt als Nahrung dienen kann. Eine derartige Beschränkung gilt auch für Spaltpilzformen, wie denn z. B. der Alkohol zu Essigsäure oxydirende Organismus in Zuckerlösung keine Gährung hervorbringt. Der Wirkungskreis mancher anderer Spaltpilzformen scheint allerdings ausgedehnter zu sein, doch ist zur Zeit nicht ermittelt, welche Materialien einem bestimmten Spaltpilz geeigneten Gährungsboden bieten können. Die experimentelle Beweisführung ist nicht so einfach, da gar leicht sich andere Spaltpilze einschleichen und so Gährungen zu Stande kommen, wenn solche auch derjenige Spaltpilz nicht zu erzeugen vermag, welchen man dem Versuch unterwerfen wollte. Auf diese Frage soll indess hier nicht näher eingegangen und ebenso nicht weiter discutirt werden, in wie weit die verschieden wirkenden Spaltpilze besondere Species oder nur Züchtungsformen einer Art sind[2]. Ueberhaupt können die Gährungen hier nur in gedrängter Kürze und nur in soweit behandelt werden, als dadurch physiologische Funktionen der Organismen erhellt werden.

Unter den Gährungsprodukten scheint Kohlensäure nie gänzlich zu fehlen und ist öfters das einzige gasförmige Produkt. In den Spaltpilzgährungen treten häufig auch andere Gase, wie Wasserstoff, Kohlenwasserstoffe, Schwefelwasserstoff auf und machen sich u. a. bei der Fäulniss durch üblen Geruch bemerklich. Aethylalkohol kann in den Spaltpilzgährungen fehlen, tritt indess in anderen Fällen ziemlich reichlich auf[3], so dass hinsichtlich der Produkte nur graduelle Unterschiede zwischen den durch Spaltpilze und Sprosspilze erzeugten Gährungen bestehen. Eine ganz glatte Zerspaltung in die vorherrschend auftretenden Stoffe findet wohl niemals statt. In der Vergährung des Zuckers durch Sprosspilze, für welche allein in dieser Hinsicht genauere Untersuchungen vorliegen[4], werden etwa 6 Proc. des verschwindenden Zuckers nicht zu Alkohol und Kohlensäure zerspalten, sondern zur Bildung von Glycerin, Bernsteinsäure und anderen Stoffen verwendet. Solche Nebenprodukte scheinen im Allgemeinen reichlicher sich einzufinden, wenn den Gährungsorganismen ungünstige Lebensbedingungen geboten sind. Dem entsprechend fand Brefeld[5] im Verhältniss

1) Näheres über verschiedene Gährungen bei Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1874; A. Mayer, Lehrbuch d. Gährungschemie 1876, II. Aufl. — Ferner sind verschiedene Gährungen beschrieben von Fitz, Bericht d. chem. Ges. 1873, Bd. 6, p. 48; 1878, Bd. 10, p. 276; 1879, Bd. 11, p. 42 u. 498; 1879, Bd. 12, p. 474; 1880, Bd. 13, p. 1309. — In den oben citirten Schriften ist auch Weiteres über die Gährungsvorgänge zu finden.

2) Vgl. Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 21, u. die interessanten Untersuchungen Buchner's über Milzbrandbakterien in Sitzungsb. d. Bair. Akad. 7. Febr. 1880, p. 368. — Ueber Sprosspilze vgl. Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1875, Bd. 4, p. 408.

3) Belege in den citirten Arbeiten von Fitz. Vgl. übrigens Nägeli, Theorie d. Gährung 1879, p. 110 Anmerkg.

4) Pasteur, Annal. d. chim. et d. physique 1860, III sér., Bd. 58, p. 346.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 306. — Andere Arbeiten dieses Autors finden sich ebenda 1874, Bd. 3, p. 1 u. 1875, Bd. 4, p. 405.

zum verarbeiteten Zucker weniger Alkohol gebildet, als Saccharomyces oder Mucor racemosus in reiner Zuckerlösung, ohne Zufügung anderer nothwendiger Nährstoffe, sich befand, und augenscheinlich wurde mit der Fortdauer des Versuches die Bildung anderweitiger Stoffe relativ gesteigert. Ferner lehren Erfahrungen Brefeld's[1]) mit Mucor, dass Nebenprodukte um so reichlicher auftreten, je weniger die Art als Gährungsorganismus zu funktioniren und als solcher taugliche Existenzbedingungen zu finden vermag. Demnach wird eine verhältnissmässig grössere Menge des verschwindenden Zuckers in Alkohol und Kohlensäure gespalten, wenn der noch sehr gährtüchtige Mucor racemosus die Umsetzung bewirkt, als dann, wenn an Stelle dieses Mucor mucedo oder gar der noch weniger gährtüchtige Mucor stolonifer tritt.

In den Mucor-Arten lernen wir Pilze kennen, welche zwar normalerweise auf Mist oder sonstigen Substraten, also nicht als Gährungsorganismen leben, jedoch in Zuckerlösung untergetaucht Alkoholgährung erzeugen und auch den Hefezellen ähnliche Formen anstreben. Andere Schimmelpilze dagegen, wie Penicillium glaucum, Botrytis cinerea, Oidium lactis, bilden nach Brefeld[2]) keinen Alkohol, wenn sie, ohne Abschluss der Luft, in Zuckerlösung untergetaucht gehalten werden, während mit Ausschluss des Sauerstoffs, wie in anderen Pflanzen, Alkohol in ihnen entsteht, mögen sie in Luft oder in Zuckerlösung sich befinden. In letzterem Falle scheint das etwas reichlicher Alkohol bildende Oidium lactis ein wenig Zucker der umgebenden Lösung zu vergähren, während in Penicillium und Mycoderma nach Brefeld sich die Alkoholbildung auf das in den Zellen zuvor vorhandene Material beschränken dürfte.

Unter den Pilzen gibt es also graduelle Abstufungen von Organismen, die fakultativ vorzüglich Alkoholgährung erregen können, bis zu anderen, denen Gährvermögen kaum oder gar nicht zukommt. In diesen letzteren entstehen aber, wie in anderen Pflanzen, mit Ausschluss des Sauerstoffs die im vorigen Paragraphen genannten Produkte der intramolekularen Athmung, unter denen, wie schon bei wenig gährtüchtigen Pilzen, neben Alkohol und Kohlensäure andere Stoffe reichlich auftreten. Somit ist in den Gährungsorganismen eine der Anlage nach in allen höheren Pflanzen vorhandene Fähigkeit in weitgehender Weise ausgebildet. Damit hängt es auch zusammen, dass sich die umsetzende Wirkung auf die in der umgebenden Flüssigkeit gebotenen Stoffe erstreckt, und dass Luftzutritt die Gährung nicht hemmt, ja sogar beschleunigen kann. Das letztere ist offenbar eine Folge einer durch Sauerstoffzufuhr gesteigerten Lebensthätigkeit, durch welche ja allgemein Funktionen der Organismen gekräftigt werden. Die nun einmal massenhafte Umsetzung ist jedenfalls ein Grund mit, dass von dem verarbeiteten Materiale nur eine geringe Menge gänzlich verbrannt wird. Ausserdem sind aber auch vermöge spezifischer Eigenschaften die Gährungsorganismen zur Vermittlung vollständiger Verbrennung nach Nägeli[3]) mit wenig Ausnahmen in minderem Grade befähigt, als Pilze, denen Gährtüchtigkeit abgeht.

---

1) L. c. 1876, p. 308.

2) L. c. 1876, p. 315. — Andere derartige Versuche von Pasteur, Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 786, u. Etude s. l. bière 1876, p. 99.

3) Theorie d. Gährung 1879, p. 116.

Die Gährthätigkeit ermöglicht Gährungsorganismen Wachsthum und Vermehrung ohne Sauerstoff, doch können mit Zutritt dieses jene Organismen auch ohne Gährthätigkeit fortkommen. Mit nicht vergährungsfähigen Stoffen, wie mit Milchzucker oder Alkohol ernährt, gedeihen Sprosspilze in einer Flüssigkeit, der Luft zugeführt wird, und mit Sauerstoffabschluss kommt jetzt intramolekulare Athmung nur in dem Umfang wie bei anderen Pflanzen zum Vorschein. Die Sprosspilze und wohl ebenso alle Spaltpilze können also unter gegebenen Verhältnissen, wie andere nicht gährungserregende Organismen, unter Mitwirkung der normalen Sauerstoffathmung gedeihen. Es gilt dieses auch für den Spaltpilz, welcher durch partielle Oxydation die Bildung von Essigsäure aus Alkohol vermittelt und der allerdings nach Nägeli (l. c. p. 111) in Jahresfrist nicht so viel Substanz zu Kohlensäure und Wasser verbrennt, als eine gleiche Zahl von Micrococcus-Pilzen in einer Woche. Doch bewirkt hier die vom Essigpilz über der Flüssigkeit gebildete Haut, dass genügender Sauerstoff nur zu den ganz oberflächlich gelegenen Spaltpilzen gelangt, und mit Mangel des Alkohols wird endlich die producirte Essigsäure ganz verbrannt, wenn fortgesetzt Sauerstoff Zutritt findet. Unter solchen Umständen vermögen überhaupt Spross- und Spaltpilze die durch Gährung erzeugten organischen Produkte zur Ernährung und im normalen Athmungsprozess zu verwenden. Die in diesem erreichte vollkommene Oxydation, mittelst der allerdings auch eine Zelle verhältnissmassig grosse Stoffmengen allmählich verwandeln kann, wollen wir doch dieserhalb nicht Gährung nennen, während die zur Essigsäurebildung führende partielle Oxydation als »Oxydationsgährung«[1] bezeichnet werden soll.

In den durch Gährungsorganismen erzielten Umwandlungen können auch isolirbare Fermente eine Rolle mitspielen, die, einmal gebildet, natürlich auch ausserhalb der Zellen und unabhängig vom Leben wirken. In der That scheiden, wie schon früher mitgetheilt wurde (§ 56 u. 59), Sprosspilze invertirende und diastatische Fermente[2], Spaltpilze ausserdem auch peptonisirende und Zellhaut lösende Fermente aus. Die eigentliche Gährthätigkeit, die mit Kohlensäureprodukten verbundene Bildung von Alkohol, Milchsäure u. s. w., auch die Oxydation des Alkohols zu Essigsäure, ist durchaus an die Lebensthätigkeit des Protoplasmas gekettet und erlischt, wenn diese durch Tod aufgehoben oder durch Chloroform, Thymol u. s. w. gehemmt wird[3].

Die Ursache der Umsetzungen in der intramolekularen Athmung und in den sich anschliessenden Gährungsvorgängen ist also in Zerspaltungen zu suchen, welche sich zwischen den Molekülen des gleichsam wie ein Ferment wirkenden lebendigen Protoplasmas abspielen. Voraussichtlich bleiben in der intramolekularen Athmung die Umsetzungen auf das Protoplasma beschränkt, doch dürften in den Gährungsvorgängen nach Nägeli[4] die im Protoplasma erzielten Bewegungszustände sich derart in die Zellhaut und bis in die nächst umgebende

---

1) Dahin gehört auch die § 48 erwähnte Umbildung von Ammoniak in Salpetersäure.

2) Liebig (Sitzungsb. d. Bair. Akad. 1869, Bd. 2, p. 329) hat zuerst Invertirung und Gährung als zwei besondere Vorgänge angesprochen.

3) Vgl. § 62. — Nach Lechartier u. Bellamy (Compt. rend. 1877, Bd. 84, p. 1035), sowie nach Gayon (ibid. p. 1036) hemmen Aether, Chloroform u. s. w. auch die intramolekulare Athmung in Früchten.

4) L. c., p. 31.

Flüssigkeit fortpflanzen, dass die in diesen gelösten Zuckermoleküle in Schwingungen gerathen, welche unter Zerreissung des bisherigen molekularen Verbandes zur Bildung von Alkohol und Kohlensäure führen. Dieses zugegeben, wären die Gährungsvorgänge eine intramolekulare Athmungsthätigkeit, die durch eine über das Protoplasma hinausgehende Fortpflanzung der Umsetzung erweitert wurde. Somit käme Gährthätigkeit zu Stande, wenn durch intramolekulare Thätigkeit im Protoplasma geeignete und ausreichende Bewegungszustände geschaffen werden und ausserhalb der Zelle Stoffe geboten sind, deren Moleküle in zur Zerspaltung ausreichende Mitschwingung gesetzt werden. Die Unfähigkeit der Sprosspilze, Milchzucker (wahrscheinlich auch Rohrzucker) zu vergähren, wäre, da ja die intramolekulare Athmung fortdauert, in der Beschaffenheit der bezüglichen Zuckerart zu suchen. Der spezifisch verschiedene intramolekulare Bewegungszustand würde aber die Ursache sein, dass verschiedene Gährorganismen ungleiche Produkte aus gleichem Materiale bilden. Dahin zählt auch als spezieller Fall die Essiggährung, in welcher, wenn ein Spaltpilz die Oxydation ausserhalb der Zelle bewirken soll, durch die Thätigkeit dieses, die Moleküle und Atome des Alkohols in Schwingungen versetzt werden müssen, welche, mit Ueberwindung eines Theiles der bisherigen Affinitäten, den Eingriff des Sauerstoffs ermöglichen, dessen Atomen durch den Spaltpilz vielleicht gleichfalls besondere Bewegungszustände mitgetheilt werden. Die Unfähigkeit anderer Organismen, Gährungen zu erzeugen, würde dann eine Folge der ungeeigneten oder unzureichenden intramolekularen Schwingungen sein.

Zu Gunsten der obigen Hypothese führt Nägeli (l. c., p. 46) die bei Luftzutritt in manchen Alkoholgährungen ziemlich erhebliche Bildung von Essigäther an. Da diese Verbindung nicht auftritt, wenn präformirte Essigsäure in der gährenden Flüssigkeit vorhanden ist, ihre Entstehung also offenbar auf ein Zusammentreffen von Alkohol und Essigsäure im status nascens gekettet ist, so würden, um dieses zu erreichen, beide Körper ausserhalb der Zellen entstehen müssen, da der Alkohol durch Sprosspilze, die Essigsäure durch einen Spaltpilz gebildet wird. — Ein anderes Argument entnimmt Nägeli (p. 76) der merkwürdigen Thatsache, dass in einer zuckerhaltigen Gährflüssigkeit, der neben viel Sprosspilzen nur wenig Spaltpilze zugesetzt wurden, diese letzteren einmal keine Gährung erregen und sogar allmählich zu Grunde gehen, obgleich die Flüssigkeit für die Spaltpilze ein guter Nährboden ist und bleibt, und in derselben nach Entfernung der Hefe die bezüglichen Spaltpilze die ihnen eigenthümlichen Gährungen sogleich erzielen. Dieses Verhalten wird erklärlich, wenn durch die Sprosspilze die in der umgebenden Flüssigkeit vorhandenen Zuckermoleküle so energisch in die spezifischen, endlich zur Zerspaltung in Kohlensäure und Alkohol führenden Schwingungen gesetzt werden, dass die andersartigen, von den Spaltpilzen angestrebten Bewegungszustände nicht zur Geltung kommen können. Damit wäre, wie es auch die Erfahrung zeigt, die Gährung unterdrückt, falls gährende Hefezellen genügend dicht in der Flüssigkeit gelagert sind. Zugleich pflanzen sich aber auch die bezüglichen Schwingungen in die Spaltpilze selbst fort und der Stillstand dieser würde noch ferner daraus entstehen, dass in ihnen der Entwicklung ungünstige Bewegungszustände erzielt werden.

Ferner führt Nägeli (l. c., p. 40 u. 51) die Entfärbung von Lakmustinktur an, welche trotz Sauerstoffzutritt Hefezellen und andere Gährungsorganismen, nicht aber Schimmelpilze erzeugen. Da der Farbstoff in das Protoplasma nachweislich nicht eindringt, so muss ausserhalb dieses die Entfärbung zu Wege kommen, welche nur durch Entziehung von Sauerstoff bewirkt wird, da durch Schütteln der abfiltrirten Flüssigkeit mit Luft die blaue Farbe wieder herzustellen ist. Auch die im vorigen Paragraph schon beiläufig erwähnten Veränderungen, welche Hefezellen im Innern von Aepfeln und anderen Früchten erzeugen, wenn sie nur der Cuticula anhaften, scheinen auf eine über die Zelle hinausgehende Gährwirkung hinzuweisen. Verschiedene Betrachtungen führen Nägeli dahin (p. 83), für Spross-

hefezellen den Radius der Wirkungssphäre, vom Mittelpunkt der Zelle ab gerechnet, auf das 2 bis 5fache des Zelldurchmessers (= 0,01 mm) zu veranschlagen. Nägeli vermuthet, dass die Zerspaltungen in den Gährungsvorgängen zum grösseren Theil ausserhalb der Zellen zu Stande kommen. Der ansehnliche Stoffumsatz erfordert übrigens solches nicht, wäre vielmehr mit einem Verlauf der gesammten Umsetzung im Innern der Zellen verträglich, da mit der Kleinheit der Zellen natürlich sehr günstige Verhältnisse für einen relativ ansehnlichen Stoffaustausch geboten sind (Nägeli, l. c., p. 31).

Mit Rücksicht auf die sehr geringe Wirkungssphäre ist es natürlich, dass die Gährungsvorgänge sich nicht in eine durch Pergamentpapier von den Gährungsorganismen getrennte Flüssigkeit fortpflanzen[1]. Auf die verschiedenen Fermentwirkungen, welche auch durch die Diosmose gestattende Scheidewände zur Geltung kommen[2], kann hier nicht weiter eingegangen werden. Ausser derartigen Experimenten erbrachten andere Versuche, in denen die Organismen durch Hitze getödtet und Zutritt neuer Keime verhindert wurde, den Beweis, dass Gährung und Fäulniss durchaus von der Thätigkeit niederer Organismen abhängig sind. Besonders wurden in dieser Hinsicht die ausgedehnten Arbeiten Pasteur's[3] entscheidend, in denen zugleich die Frage nach Urzeugung im negativen Sinne erledigt wurde.

Eingriff von Sauerstoff. Durch Versuche Pasteur's[4] und anderer Forscher ist bekannt, dass Gährungsorganismen den Sauerstoff, wo er geboten ist, reichlich und energisch aufnehmen. Aber selbst bei bester Zufuhr von Sauerstoff hört in einer Zuckerlösung die Alkoholgährung nicht auf. Dagegen sollen allerdings nach Pasteur[5] durch genügende Lüftung die Buttersäuregährung und auch andere Spaltpilzgährungen unterdrückt werden, doch werden erneute Untersuchungen zu entscheiden haben, da die bezüglichen Experimente auch wohl eine andere Deutung zulassen. Nach Nägeli (l. c., p. 17) begünstigt sogar Luftzufuhr das Gährvermögen der Sprosspilze, und die Experimente von A. Mayer[6], Müntz[7] u. A. haben entweder keine oder keine auffallende Hemmung der Gährung durch Lüftung ergeben. Die gegentheilige Annahme Pasteur's basirt, wie Nägeli's Kritik (l. c.) zeigt, auf Versuchen, die zu den gezogenen Schlussfolgerungen nicht berechtigen. Vermuthlich ergab sich die gänzliche Unterdrückung von Alkohol, welche Brefeld[8] erreichte, als eine Folge besonderer, in der Art der experimentellen Prüfung begründeter Verhältnisse. Bei genügendem Sauerstoffzutritt wird zweifellos Gährung durch die Sauerstoff aufnehmende Zelle bewirkt, und diese Gleichzeitigkeit beider Vorgänge kann auch noch, wie bei Nägeli (l. c., p. 21) nachzusehen, durch die mit Lüftung erzielte Bildung von Essigäther gestützt werden.

Ich möchte nun für wahrscheinlich halten, dass in die ausserhalb der Zellen vor sich gehenden Zerspaltungen der Sauerstoff nicht eingreift, indess innerhalb der Zelle Alkoholbildung vermindert oder gar unterdrückt, falls nur geringe Mengen von Zucker intracellular vergohren werden sollten. Mit dieser Annahme schliessen sich die Gährungsorganismen anderen Pflanzen, auch den in Zuckerlösung liegenden Schimmelpilzen, an, welche nur im Innern der Zelle und in dieser nur dann Alkohol bilden, wenn Sauerstoff mangelt. Unsere Annahme würde in noch höherem Grade wahrscheinlich werden, wenn ein Versuch Saussure's[9] richtig ist. Es soll nämlich kein Alkohol entstanden und ein dem verbrauchten Sauerstoff gleiches Volumen Kohlensäure gebildet worden sein, als Hefe, auf Bimsstein vertheilt, in Luft gehalten wurde, denn in diesem Falle wird die Hefe, obgleich der Bimsstein

---

1) Lit. über derartige Versuche Mayer, Gährungschemie 1876, p. 46.

2) Vgl. § 56 über Filtrationsfähigkeit der Fermente.

3) Annal. d. chim. et d. physique 1862, III sér., Bd. 64, , p. 5. Hier und in Mayer's Gährungschemie p. 62 ist die Lit. zusammengestellt.

4) Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 344 u. 1260; 1863, Bd. 56, p. 416 u. 1189. — Schützenberger u. Quinquaud, Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 272. Fernere Belege in Arbeiten Brefeld's, A. Mayer's u. s. w.

5) Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1192.

6) Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 290, u. 1880, Bd. 25, p. 301.

7) Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 8, p. 88.

8) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 32.

9) Mémoir. d. l. soc. d. physique d. Génève 1833, Bd. 6, p. 567.

etwas Zuckerlösung erhalten hatte, wesentlich auf die innerhalb der Zelle gebotenen vergährungsfähigen Materialien angewiesen gewesen sein. Ferner producirt Hefe nach Abschluss von Sauerstoff nur etwas Alkohol, wenn ihr der nicht vergährungsfähige Milchzucker geboten ist, auf dessen Kosten mit Luftzutritt ein ganz gutes Wachsen möglich ist. Da aber, wie Nägeli (p. 74) zeigte, die Hefe um so gährtüchtiger ist, je kräftiger sie vegetirt, so konnte immerhin mit der durch Sauerstoffathmung gesteigerten Vegetationsthätigkeit vermehrte Gährung erzielt werden. Jedenfalls hat aber Nägeli gezeigt, dass die Annahme Pasteur's unhaltbar ist, nach welcher die Gährung allein eine Folge des Sauerstoffmangels sein soll.

Um ein Beispiel für den ansehnlichen Stoffumsatz in Gährungsvorgängen zu geben, führe ich hier an, dass in einem von Nägeli (p. 32) mit Bierhefe angestellten Versuche die bei 30° C. in 24 Stunden vergohrene Rohrzuckermenge das auf Trockensubstanz bezogene Gewicht der wirksam gewesenen Hefe um das 40fache übertraf. Dem gegenüber ist die bei Luftzutritt in der Sauerstoffathmung der Sprosspilze verbrannte Zuckermenge, welche in obigem Versuche nicht bestimmt wurde, jedenfalls sehr gering. Nach vollendeter Gährung können die Sprosspilze den producirten Alkohol als Nahrung benutzen und zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Ebenso vermögen ihre Gährprodukte die Spaltpilze zu verarbeiten, deren zerstörende Thätigkeit im Haushalt der Natur von höchster Bedeutung ist. Hierbei müssen die Spaltpilze häufig im Innern organischer Massen, in deren oberflächlichen Schichten der Sauerstoff absorbirt wird, zunächst ohne diesen Körper leben, um dann fernerhin allein, oder im Verband mit Schimmelpilzen, eine weitere Verbrennung der Gährprodukte zu bewerkstelligen[1]. — Wird den Gährungsorganismen Nährmaterial entzogen, so wird auf Kosten des in ihnen verfügbaren Materials die sogen. Selbstgährung eingeleitet, in der nach Nägeli (p. 3) bei Sprosspilzen Zellhauttheile, unter Mitwirkung von Spaltpilzen, zur Verwendung kommen.

Reduktionen. Unter den durch Gährungsorganismen gebildeten Produkten finden sich auch solche, welche nur durch Reduktion ihren Ursprung nehmen können. Dieses gilt u. a. für Wasserstoff, ferner für Schwefel, der in Körnchen in Beggiatoa-Arten entsteht[2], und für Schwefelwasserstoff, welchen diese Organismen und gewisse Spaltpilze entwickeln, wenn Sulfate ihnen geboten sind. Offenbar entstehen diese reducirten Körper, indem ihnen Elemente, welche zuvor an sie gekettet waren, durch mächtigere Affinitäten entrissen werden, die von Kohlenstoffatomen oder anderen Elementen ausgehen[3]. Mit den Reduktionen kommen also im Allgemeinen auch Oxydationen zu Wege, welche zur Kohlensäurebildung führen können, jedoch nicht immer führen müssen. Die reducirten Körper werden wieder auf andere Stoffe wirken und mehr oder weniger weitgehende Reduktionen erzielen können, je nachdem die Einwirkung im status nascens oder nach definitiver Bildung geschieht. Der einmal gebildete Wasserstoff reducirt nach Fitz[4] Sulfate nicht, verwandelt dagegen Nitrate in Nitrite[5], Indigblau in Indigweiss, und führt Invertzucker in Mannit über. Die Sulfatreduktion ist wieder eine spezifische Wirkung gewisser Organismen, die nach Fitz auch ohne Gährung zu Stande kommen kann. Die bis zur Ausscheidung von Schwefel gehende Reduktion vollzieht sich, wie eben das Vorkommen dieses Körpers zeigt, innerhalb der lebendigen Zelle.

Wie die reducirten Körper, werden auch die im Stoffumsatz zur Geltung kommenden Affinitäten zum Sauerstoff und anderen Elementen zu secundären Reaktionen führen. Das ist ja der Fall, wenn ohne Entwicklung von Wasserstoff Indigblau zu Indigweiss, Lakmus zu einem gelblichen Farbstoff reducirt wird, Vorgänge, die bei diesen in das Protoplasma nicht eindringenden Körpern ausserhalb dieses lebendigen Organismus verlaufen und darauf schliessen lassen, dass innerhalb des Protoplasmas noch ansehnlichere Reduktionen erzielt

---

1) Vgl. Pasteur, Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1193.

2) Cohn, Beiträge z. Biologie 1875, Bd. 1, p. 176; Warming, Observat. sur quelques Bactéries, Separatabz. aus Vidensk. Meddel. fra d. naturh. Foren. 1876, p. 30 d. Separatabz.

3) Betrachtungen vom chemischen Standpunkt bei Hoppe-Seyler, Physiol. Chem. 1877, p. 116.

4) Bericht d. chem. Ges. 1879, Bd. 12, p. 480.

5) Vgl. Fitz, ebenda 1876, Bd. 9, p. 1349; Griesmayer, ebenda p. 835; Béchamp, Compt. rend. 1876, Bd. 83, p. 158; Nägeli, Sitzungsb. d. Bair. Akad. 5. Juli 1879, p. 331.

werden. Welche Produkte der Gährung oder intramolekularen Athmung sekundären Ursprungs sind, ist natürlich schwer oder auch gar nicht zu entscheiden, jedenfalls dürfen nicht alle auftretenden Körper als direkte Produkte des eigentlichen Aktes der intramolekularen Athmung, resp. der Gährungszerspaltung, angesprochen werden. Treten aber mit Zutritt von Sauerstoff gewisse Stoffe nicht auf, so kann dieses zunächst ebensowohl eine Folge weiterer Oxydation oder unterbliebener Bildung sein. Denn letzteres wird ja der Fall sein, sobald Affinitäten durch freien Sauerstoff leichter gesättigt werden, welche mit dem Mangel dieses Gases durch ihre Wirkung auf andere Stoffe ein Zerfallen dieses und damit sekundäre Produkte der intramolekularen Athmung, resp. der Gährungszerspaltung, erzeugen. Uebrigens ist nicht zu vergessen, dass in der Wechselwirkung von Körpern der gebundene Sauerstoff unter Umständen leichter als der freie Sauerstoff Affinitäten zu befriedigen vermag. Ein weiteres Eingehen auf diesen Gegenstand ist zur Zeit um so weniger möglich, als die allgemeinere Frage noch nicht erledigt ist, in wie weit die Produkte der Spaltpilzgährungen durch Luftzutritt modificirt werden.

Die Beziehungen zwischen intramolekularer und normaler Athmung.

§ 72. Da der gesammte Athmungsprozess, die Abspaltung von Kohlensäure und die Aufnahme von Sauerstoff, mit dem Tode erlischt, so werden also in jedem Falle durch den Stoffumsatz in der lebensthätigen Zelle auch die Affinitäten geschaffen, welche den neutralen Sauerstoff in den Stoffwechsel hineinreissen. Der bezügliche Stoffumsatz, nicht der Sauerstoff, ist die nächste Ursache der Athmung, denn erst durch jenen werden die Bedingungen hergestellt, unter denen die aus den plastischen Stoffen hervorgegangenen Produkte Kohlensäure abspalten und mit mächtigen Affinitäten Sauerstoff anziehen, der vollständig der umgebenden Luft entrissen werden kann. Durch die Lebensthätigkeit der Zelle wird die Athmung erzeugt und regulirt, und diese ist wieder Bedingung, dass die Fackel des Lebens fortglimmt und mit ihr die Ursachen der Athmung fortdauernd geschaffen werden.

Zwischen der intramolekularen Athmung und der Entwicklung der zur Sauerstoffaufnahme führenden Anziehungskräfte besteht aber jedenfalls eine genetische Beziehung, da die in jener neben Kohlensäure auftretenden Produkte nicht mehr entstehen, wenn in genügendem Maasse Sauerstoff geboten ist, während bei unzureichender Menge dieses Sauerstoffathmung und intramolekulare Athmung gleichzeitig nebeneinander fortschreiten. Es geht dieses bestimmt daraus hervor, dass in einem sauerstoffarmen Raume das umgebende Gasvolumen erheblich zunimmt, indem jetzt gegenüber dem consumirten Sauerstoff ein relativ ansehnlicherer Raumtheil Kohlensäure gebildet wird. Ferner ist bei eingeschränktem Sauerstoffzutritt in Pflanzentheilen die Bildung von Alkohol zu constatiren, und wenn diesen Pasteur[1] gelegentlich in normal aufbewahrten Aepfeln fand, so ist die Ursache offenbar in unzureichender Sauerstoffzufuhr in das Innere dieser Früchte zu suchen.

Wenn wir nun die intramolekulare Athmung als Ursache der Sauerstoffathmung bezeichnen, so soll damit, wie schon § 67 angedeutet ist, nur gesagt sein, dass mit und ohne freien Sauerstoff im lebendigen Organismus der Zelle gewisse molekulare Umlagerungen fortdauern, welche zwar die erste und unerlässliche Ursache für den Athmungsprozess sind, aber sehr wohl zu verschie-

1) Étude sur la bière 1876, p. 260.

denen Ketten von Wechselwirkungen führen können, je nachdem Sauerstoff mangelt oder geboten ist. Derartige Abweichungen sind sogar zu erwarten, denn finden die ja thatsächlich sich ausbildenden Sauerstoff-Affinitäten nicht mehr ihre Befriedigung durch freien Sauerstoff, so werden jene nach anderer Richtung hin wirken, und es ist sehr wahrscheinlich, dass nun durch Wechselwirkung mit Stoffen Umsetzungen herbeigeführt werden, die unterbleiben, wenn der freie Sauerstoff die Affinitäten sättigt. Nach dem Gesetze grösserer Verwandtschaft gehen überhaupt die chemischen Umlagerungen vor sich, und wie ein Körper einen anderen vor der Verarbeitung im Stoffwechsel des Organismus schützen kann, lehren u. a. Schimmelpilze, welche, wenn ihnen Traubensäure geboten ist, zunächst nur die rechts drehende Weinsäure als Nahrung benutzen (§ 47, vgl. auch § 60).

So ist denn auch derzeit nicht bestimmt zu sagen, in wie weit in jenen ursächlichen, mit und ohne Sauerstoff thätigen molekularen Umlagerungen selbst die Bildung der in der intramolekularen Athmung auftretenden Produkte angestrebt wird, resp. ob einige oder alle diese in sekundären Reaktionen entstehen, welche nur mit Sauerstoffmangel eingeleitet werden (vgl. auch den Schluss des vorigen Paragraphen). Wie die Grenze, bis zu welcher intramolekulare Athmung und Sauerstoffathmung identisch verlaufen, ist auch die Phase der Prozesse unbestimmt, in welche der freie Sauerstoff eingreift. Vielleicht geht die Kohlensäure abspaltende Zertrümmerung zeitlich, möglicherweise auch räumlich getrennt von Prozessen vor sich, in welchen der Sauerstoff gebunden wird, doch lässt sich weder diese, noch eine andere Möglichkeit bestimmt erweisen, nämlich dass der Sauerstoff in die Kohlensäure abspaltenden Zertrümmerungen selbst hineingerissen wird. Freilich verlaufen gewisse Sauerstoff verbrauchende Prozesse getrennt von dem eigentlichen Akte der Athmung[1], wie dieses wohl kaum zu bezweifeln ist, wenn beim Keimen ölhaltiger Samen, unter gleichzeitiger Bildung von Kohlehydraten, im Verhältniss zur entstehenden Kohlensäure, mehr Sauerstoff verbraucht wird, als bei der Entwicklung stärkehaltiger Samen.

Auch mögen, wo z. B. der in Pilzen und ebenso wohl in anderen Pflanzen nur mit Sauerstoffzufuhr verwendbare Alkohol in Betracht kommt, durch den Eingriff des Sauerstoffs zunächst nur Verbindungen geschaffen werden, die fähig sind, durch fernere Zertrümmerung die Ursache der Athmung zu werden. Indess ist damit immer noch nicht erwiesen, dass Sauerstoff nicht auch in den Prozess der Kohlensäureabspaltung direkt eingreift, und ein schlagendes Argument hiergegen ist ebenso nicht daraus abzuleiten, dass in der intramolekularen und normalen Athmung gleiche Volumina Kohlensäure gebildet werden. Denn daraus folgt nur, dass in beiden Fällen gleichviel Affinitäten des Kohlenstoffs mit Sauerstoff gesättigt werden, nicht woher dieser stammt, und falls der freie Sauerstoff mitwirkte, könnten beim Fehlen dieses die fortdauernden, mächtigen Anziehungskräfte nunmehr ihre volle Befriedigung finden, indem sie durch Entreissung von Sauerstoff aus anderweitigen Verbindungen eben die Veranlassung zu sekundären Prozessen werden. Da solchen vielleicht auch der Alkohol entspringt, so kann man den Athmungsprozess im strengen Sinn des Wortes nicht

1) Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 809.

als in zwei Prozesse zerlegt ansehen, wenn in sauerstofffreiem Raume zunächst jener Körper entsteht und dann mit Zutritt von Sauerstoff weiter verarbeitet wird. Die Gährungsvorgänge, in denen bei ausgiebiger Sauerstoffathmung Alkohol reichlichst gebildet wird, lassen sich, wie aus dem vorigen Paragraph hervorgeht, nicht unmittelbar zum Vergleich der eingeschränkteren intramolekularen Athmungsthätigkeit anderer Pflanzen herbeiziehen. Uebrigens nimmt auch in dieser mit dem lebenskräftigen Zustand die Bildung von Kohlensäure und voraussichtlich auch des Alkohols ab und erreicht deshalb nach vorausgegangener Sauerstoffathmung die höchsten Werthe.

Dass Kohlensäure liefernde intramolekulare Zerspaltungen die Ursache der Athmung sind, und der Sauerstoffkonsum eben durch die Thätigkeit der Zelle regulirt wird, wurde zuerst von Pflüger[1] mit aller Schärfe betont. Meinerseits[2] wurde dann dargethan, wie die intramolekulare Athmung in Pflanzen die Ursache der Sauerstoffathmung ist, und nach dieser allgemeinen genetischen Verknüpfung werden nun die Beziehungen im Näheren zu ermitteln sein, hinsichtlich derer derzeit nur Hypothesen aufzustellen sind. Die ursächlichen Beziehungen im obigen Sinne bleiben auch davon unberührt, dass, wie es ja unvermeidlich ist, mit dem Fehlen des Sauerstoffs anderweitige und, gegenüber den normalen Zuständen, pathologische Prozesse sich einstellen, und vielleicht sogar allmählich diejenigen molekularen Zertrümmerungen modificirt werden, welche die erste Ursache für die Athmungsvorgänge abgeben. Nägeli's[3] Annahme, nach welcher die Alkoholbildung, abgesehen von Gährungsorganismen, überhaupt nur ein abnormer Prozess sei, berührt somit die geltend gemachten Beziehungen nicht. Uebrigens geht die Kohlensäurebildung ununterbrochen fort, wenn plötzlich Sauerstoff abgeschlossen wird, und in relativ sauerstoffarmer Luft habe ich sogar merkliches Wachsen an Keimpflanzen beobachtet, während die gasometrischen Verhältnisse intramolekulare Athmung neben Sauerstoffathmung anzeigten.

Die Annahme, es stamme alle in der Athmung gebildete Kohlensäure aus Zerspaltungen, in welche direkt der Sauerstoff nicht eingreift, wurde von Rochleder[4] gemacht und von Wortmann[5] vertreten. Dieser stützt sich allein auf die Aequivalenz der mit und ohne Sauerstoff gebildeten Kohlensäurevolumina, welche, wie oben bemerkt, nicht zu einer solchen Schlussfolgerung zwingt. Nach Wortmann müssen übrigens mit Abschluss von Sauerstoff eine grössere Menge plastischer Stoffe in den Athmungsprozess gerissen werden, da nunmehr ja Alkohol sich ansammelt, der sonst im Augenblick der Entstehung durch Vereinigung mit Sauerstoff zu Material regenerirt wird, welches zur Abspaltung von Kohlensäure geeignet ist. Folgen aber solche Oxydation des Alkohols und Abspaltung von Kohlensäure unmittelbar aufeinander, so ist diese Annahme nicht mehr so wesentlich verschieden von der von mir als Hypothese ausgesprochenen Ansicht, dass der Sauerstoff in den intramolekularen Athmungsprozess hineingerissen und hier zur Verbrennung des Alkohols verwandt werde. Ob eine dieser Hypothesen der Wahrheit entspricht, lasse ich dahin gestellt. Jedenfalls reicht aber die Wortmann'sche Annahme nicht ohne weiteres für alle Fälle aus, denn wenn im sauerstofffreien Raume bei Verarbeitung von Mannit Wasserstoff entsteht, muss, um dessen Auftreten zu verhindern, der Sauerstoff entweder während der Ueberführung des Mannits in die zu zerspaltende Verbindung oder während der Abspaltung von Kohlensäure eingreifen. Wir stehen hier noch vor dunklen Vorgängen, sowie es ja auch unbekannt ist, durch welche besonderen Wirkungen und Wechselwirkungen im Protoplasma die Kohlensäureabspaltung zu Wege kommt, und in welchen Akten des Athmungsprozesses Wasser entsteht. Dieses würde nach Wortmann's Hypothese bei der Regeneration des Alkohols gebildet werden, und die Wasserbildung müsste mit Ausschluss des Sauerstoffs wegfallen. Entscheidende Argumente hinsichtlich dieser Frage liegen nicht vor. — Aus der

---

1) Archiv f. Physiolog. 1875, Bd. 11, p. 251.
2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 805.
3) Theorie d. Gährung 1879, p. 117.
4) Chemie u. Physiol. d. Pflanzen 1858, p. 114 u. 151.
5) Arbeit. d. Würzburg. Instituts 1880, Bd. II, p. 516.

Erfahrung, dass mit intramolekularer Athmung nur eine minimale Erwärmung, mit der Sauerstoffathmung aber eine relativ ansehnliche Wärmebildung verknüpft ist, lässt sich nur auf ein allerdings erhebliches Freiwerden von Wärme durch Bindung des Sauerstoffs schliessen.

Partiäre Pressung des Sauerstoffs. Da Pflanzen abgesperrter Luft allen Sauerstoff entreissen[1], so hört erst mit dem Mangel dieses die normale Athmung gänzlich auf; um aber daneben intramolekulare Athmung nicht zur Geltung kommen zu lassen, muss eine zur genügenden Versorgung ausreichende partiäre Pressung des Sauerstoffs geboten sein. Diese noch nicht näher ermittelte untere Grenze ist noch nicht erreicht, wenn der Sauerstoffgehalt der Luft auf 17—18 Volumprocent sinkt[2]. Zwischen dieser unteren Grenze und der partiären Pressung des reinen Sauerstoffgases hat der Sauerstoffgehalt des umgebenden Gasgemenges jedenfalls nur geringen Einfluss auf die Ausgiebigkeit der Athmung. Rischavi[3] fand keinen Unterschied in der gebildeten Kohlensäure, als er Keimpflanzen von Vicia faba abwechselnd 1 Stunde in gewöhnlicher Luft und in Sauerstoff hielt, und zwar wurde dasselbe Resultat in allen vergleichenden Versuchen erhalten, welche zwischen 2—35° C. zur Ausführung kamen. Indess mag in anderen Fällen eine gegenüber der Luft gesteigerte Pressung des Sauerstoffs eine gewisse Steigerung der Athmung erzielen, da u. a. de Vrolik und de Vriese[4] am Spadix von Colocasia odora eine Steigerung um 2° C. und mehr fanden, wenn die Luft durch Sauerstoff ersetzt wurde. Auch soll nach Versuchen Saussure's[5] und Grischow's[6] in reinem Sauerstoff die Athmung gesteigert werden. Mit fortgesetztem Aufenthalt in reinem Sauerstoff dürfte übrigens die Athmung sicher geringer ausfallen, da viele Keimpflanzen sich in jenem langsamer und unvollkommener entwickeln, als in gewöhnlicher Luft, wie es C. W. Scheele[7] für Erbse, Huber und Senebier[8] für Lattich und Böhm[9] für verschiedene Pflanzen fand.

Eine gesteigerte partiäre Pressung des Sauerstoffs hemmt indess gewiss die Athmung, da, wie aus den Versuchen von Bert[10] bekannt ist, mit genügender Dichte des Sauerstoffs das Wachsthum aufgehoben und sogar der Tod höherer Pflanzen und Thiere, sowie der niedersten Organismen herbeigeführt wird. Mimosa pudica ging schnell zu Grunde, als Luf auf 6 Atmosphären comprimirt wurde. Entsprach der partiäre Druck des Sauerstoffs einer auf 20—23 Atmosphären zusammengedruckten Luft, so entwickelte sich Mycoderma aceti gar nicht, und die Entwicklung von Fäulnissbakterien war ansehnlich verlangsamt. Auch diese letzteren kamen nicht mehr fort und gingen mit der Ausdehnung des Versuchs sogar zu Grunde, als die Sauerstofftension einer Compression der Luft auf 44 Atmosphären entsprach. Der viel geringere Consum von Sauerstoff in hoch comprimirter Luft wurde von Bert für Schimmelpilze constatirt, ebenso für Keimpflanzen verschiedener Samen[11]. Diese entwickelten sich in den Versuchen in comprimirter Luft weit langsamer, und die verringerte Produktion von Kohlensäure ist so freilich nicht der reine Ausdruck für die Verlangsamung

---

1) Dieses ist schon von älteren Forschern mehrfach beobachtet. Aus jüngerer Zeit erwähne ich Wolkoff u. A. Mayer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 501; Godlewski, Botan. Jahresb. 1875, p. 883.

2) Wolkoff u. A. Mayer, l. c., p. 501. Nach Saussure (Mémoir. d. l. soc. d. physique de Genève 1833, Bd. 6, p. 552) scheint der Sauerstoffgehalt der Luft bis zur Hälfte sinken zu dürfen.

3) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 335.

4) Annal. d. scienc. naturell. 1839, II sér., Bd. 11, p. 77. Vgl. Kap. Wärmebildung.

5) Rech. chimiqu. 1804, p. 11. u. Mem. d. Génève 1833, p. 561. Aehnliches schon bei Ingenhousz, Versuche mit Pflanzen 1788, Bd. 2, p. 52.

6) Unters. über die Athmung 1819, p. 10.

7) Chem. Abhandlg. v. d. Luft u. d. Feuer, übers. von Bergmann 1777, p. 125.

8) Mémoir. s. l'influence d. l'air dans l. germination 1801, p. 20.

9) Sitzungsb. d. Wiener Akad. 10. Juli 1873, Bd. 68, Separatabz.

10) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 531; Annal. d. chim. et d. physique 1876, V sér., Bd. 7, p. 146, u. La pression barométrique 1878, p. 856.

11) Compt. rend. 1873, Bd. 76, p. 1493. Derartige Versuche auch bei Böhm, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 18. Juli 1873, Bd. 68, Separatabz. — Bedeutungslose Versuche bei Döbereiner, Gilbert's Annal. 1822, Bd. 12, p. 212.

der Athmung, welche Pflanzen sogleich nach dem Einbringen in comprimirte Luft erfahren haben würden. Es sei gleich hier erwähnt, dass Samen normal keimten, wenn Luft auf 2—3 Atmosphären comprimirt war, bei 5 Atmosphären war die Keimung verlangsamt, bei 8 Atmosphären kamen nur Wurzeln zum Vorschein und bei 10 Atmosphären machte sich an Kressensamen keine, an Gerstensamen nur eine Spur von Keimung bemerklich.

Diese Erfolge sind aber, wie Bert zeigte, nicht von der Höhe des Luftdruckes, sondern allein von der partiären Pressung des Sauerstoffs abhängig. Es wird deshalb schon bei entsprechend geringerer Compression der gleiche Effekt erzielt, wenn ein sauerstoffreicheres Gasgemenge genommen wird, während es höherer Zusammendrückung mit Verringerung des Sauerstoffgehaltes der Luft bedarf. Uebrigens verhalten sich in dieser Hinsicht die Organismen wie oxydable Körper, da Phosphor in reinem Sauerstoff bei gewöhnlicher Temperatur unverändert bleibt[1] und nach Cailletet[2] die Intensität des Verbrennens mit steigender Compression der Luft zunächst zunimmt, weiterhin aber verlangsamt wird. Bemerkenswerth ist, dass auch Gährungsorganismen in gleicher Weise wie die des Sauerstoffs bedürftigen niederen Pflanzen afficirt werden.

Ozon u. s. w. Die in der thätigen Pflanze entwickelten Affinitäten sind vollkommen ausreichend, um das Molekül des neutralen Sauerstoffs zu zerspalten, und so bedarf es der Mitwirkung eines aktiven Sauerstoffs nicht, um die normale Athmung zu unterhalten. Wie Ozon auf lebendige Pflanzenzellen wirkt, ist noch unbekannt[3], und auch das Vorkommen jenes innerhalb des Organismus immer noch problematisch[4]. Ebenso ist es sehr fraglich, ob, wie es einige Autoren behaupten, Wasserstoffsuperoxyd jemals in Pflanzen vorkommt[5]. Der Umstand, dass in der lebendigen Zelle Kampherol, Chromogene u. s. w. unverändert bleiben, welche an der Luft unter Sauerstoffaufnahme oxydirt werden, macht die Existenz von aktivem Sauerstoff im lebenden Organismus sehr unwahrscheinlich. Weit eher könnte man nach dem Verhalten jener Körper schliessen, dass die in dem thätigen Protoplasma entwickelten Sauerstoffaffinitäten jene Körper vor der oxydirenden Wirkung des Sauerstoffs schützen. Gegen das Vorkommen des Wasserstoffsuperoxydes in Pflanzenzellen aber spricht die leichte Zerlegung, welche dasselbe, wenigstens durch Hefezellen, nach Schlossberger und Liebig erfährt.

Ob die im Leben entwickelten Affinitäten zum Sauerstoff im Stande sind, diesen Körper dem Stickoxydulgas zu entreissen, muss dahin gestellt bleiben. Allerdings liegen positive Angaben von Kabsch[6], Borscow[7] und Rischavi[8] vor, indess beobachtete Cossa[9] an Samen keine Spur von Keimung im Stickoxydulgas, und die Versuche jener genannten Forscher scheinen nicht mit einer jede Täuschung ausschliessenden Sorgfalt angestellt zu sein.

Die Beeinflussung der Athmung durch äussere Verhältnisse.

§ 73. Temperatur. Eine merkliche Sauerstoffathmung findet noch statt in niederer Temperatur, in welcher das Wachsthum der Pflanzen stille steht. In Versuchen A. Mayer's[10] wurden u. a. von 4 etiolirten Weizenkeimlingen,

---

1) Boussingault, Agron., chim. agric. etc. 1868, Bd. 4, p. 302.

2) Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 487. Vgl. Naumann, Allgem. u. physik. Chem. 1877, p. 251.

3) Vgl. Liebreich, Chem. Centralblatt 1880, p. 589. Dumas (Annal. d. chim. et d. phys. 1875, V ser., Bd. 3, p. 92) findet keine Beeinflussung der Alkoholgährung durch Ozon.

4) Lit.: Schönbein, Journal f. prakt. Chem. 1868, Bd. 105, p. 198; Scutetten, Compt. rend. 1856, Bd. 46, p. 941; Kosmann, Annal. d. scienc. naturell. 1862, IV ser., Bd. 18, p. 111; Poey, Compt. rend. 1863, Bd. 57, p. 348; Jamieson, Chem. Centralblatt 1879, p. 519.

5) Lit.: Clermont, Compt. rend. 1875, Bd. 80, p. 1591; Mercadante, Ber. d. chem. Gesellsch. 1876, Bd. 9, p. 53; Belluci, ebenda p. 83 u. 1879, Bd. 12, p. 136.

6) Bot. Ztg. 1862, p. 345 u. 358.

7) Bullet. d. l'Acad. de St. Pétersbourg 1867, Bd. 12, p. 303.

8) Botan. Jahresber. 1877, p. 722.

9) Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 60.

10) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 342.

deren Plumula durchschnittlich 44 mm maass, bei 0,1—0,3° C. immerhin noch 0,02 ccm Sauerstoff pr. Stunde consumirt. Für Keimpflanzen wurde ferner von Rischavi[1] und Pedersen[2], für Nadeln von Pinus pinaster von Dehérain und Moissan[3], für Baumknospen von Askenasy[4] Athmungsthätigkeit bei 0° oder bei wenig höherer Temperatur constatirt.

Die Zunahme der Sauerstoffathmung mit steigender Temperatur ist zwar schon seit Saussure, Garreau u. A. bekannt, indess wurde erst in neuerer Zeit durch Wolkoff und A. Mayer[5], Rischavi[6], Schützenberger und Quinquaud[7], Pedersen (l. c.) der Verlauf der Curve näher bestimmt. Nach sämmtlichen Forschern[8] nimmt die Athmung mit der Temperatur dauernd zu, und eine Abnahme wurde auch dann nicht gefunden, wenn die Versuche bis nahe an die Tödtungstemperatur ausgedehnt wurden. Sollte nun auch thatsächlich, was nicht unwahrscheinlich ist, vor Vernichtung des Lebens die Kohlensäureproduktion etwas nachlassen, so hat doch jedenfalls die Athmungscurve einen durchaus anderen Verlauf, als die Wachsthumscurve, welche ein Maximum weit unterhalb der von der Pflanze ertragenen höchsten Temperatur erreicht und sich gegen diese hin bis zur Abscissenachse senkt. Dieser kehrt nach den Versuchen Pedersen's mit Gerstenkeimlingen die Curve ihre Convexität zu, indem die Athmung schneller als die Temperatur zunimmt. Uebrigens scheint diese Steigerung der Athmung nach den Versuchen A. Mayer's und Rischavi's abzunehmen für die der Tödtungstemperatur sich nähernden Wärmegrade. Bei manchen Pflanzen zeigt aber die Athmungscurve keine grosse Abweichung von der geraden Linie, so in den von Rischavi mit Keimpflanzen von Vicia faba angestellten Versuchen. Um die bedeutende Zunahme der Athmung mit der Temperatur zu illustriren, seien folgende von Rischavi (l. c. p. 721) für Weizenkeimlinge erhaltenen Werthe angeführt. Diese bildeten pr. Stunde an Kohlensäure bei 5° C. = 3,30 mgr, bei 10° C. = 5,28 mgr, bei 25° C. = 17,82 mgr, bei 35° C. = 28,38 mgr, bei 40° C. = 37,60 mgr. — Ob die Temperaturschwankungen als solche einen Einfluss auf die Athmung haben, blieb in den bezüglichen Versuchen von Mayer und Wolkoff (l. c. p. 510) unentschieden.

Eine Zunahme der intramolekularen Athmung mit der Temperatur ist wohl aus Beobachtungen von Lechartier und Bellamy[9], sowie von Moissan[10] zu entnehmen, indess ist der nähere Verlauf der Curve noch nicht festgestellt. Diese muss übrigens nicht mit der Curve für die Gährungsvorgänge übereinstimmen, welche durchgehends ein ausgesprochenes Optimum zu bieten scheint. Nach Nägeli[11] werden mit steigender Temperatur zunächst Gährung, dann erst Wachs-

---

1) Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 338.

2) Résumé d. compt. rend. d. travaux du laborat. d. Carlsberg 1878, p. 26.

3) Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 329.

4) Mitgetheilt von Mayer, Versuchsstat. 1875, Bd. 18, p. 277.

5) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 481, u. A. Mayer, Versuchsstat. 1876, Bd. 19, p. 340.

6) L. c. u. Botan. Jahresb. 1877, p. 721.

7) Compt. rend. 1873, Bd. 77, p. 273.

8) Versuche finden sich auch bei Dehérain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 327, u. Borodin, Sur l. respir. d. plantes 1875, p. 10.

9) Compt. rend. 1869, Bd. 69, p. 358.

10) Annal. d. scienc. naturell. 1878, VI sér., Bd. 7, p. 311, 333.

11) Die niederen Pilze 1877, p. 30.

thum und Vermehrung der Gährungsorganismen sistirt. Das Optimum für Sprosspilzgährung liegt vielleicht zwischen 25—30° C.[1], die Milchsäuregährung scheint bei 35° ein Optimum zu haben[2], welches zwischen 20—30° für Essigsäurebildung durch Spaltpilze zu liegen kommt[3]. Dabei soll übrigens nach Schützenberger und Quinquaud[4] die Sauerstoffaufnahme durch Hefe bis 45° C. gesteigert werden. Ein näheres Studium dieser Verhältnisse kann vielleicht die Beziehung zwischen Gährung und Athmung beleuchten helfen, ebenso wird zu beachten sein, dass mit der Temperatur die Relation zwischen Kohlensäure und Sauerstoff sich ändern soll (§ 69). Die relativen Mengen dieser Gase müssen auch in beleuchteten chlorophyllführenden Pflanzen mit der Temperatur schwanken, da ja die von dieser abhängigen Curven für Assimilation und Athmung verschiedenen Verlauf haben[5].

Licht. Empirische Erfahrungen haben für chlorophyllfreie Pflanzentheile einen direkten merklichen Einfluss des Lichtes auf die Athmung nicht sicher ergeben[6]. Nach Experimenten mit etiolirten Keimlingen verschiedener Pflanzen lassen v. Wolkoff und A. Mayer[7] dahin gestellt, ob der Sauerstoffconsum, wie es zuweilen schien, am Licht ein wenig gesteigert war. Nach Versuchen mit Blüthen, welche Cahours[8] ausführte, schien bei Beleuchtung sich ein wenig mehr Kohlensäure zu bilden, und vielleicht traf solches auch in Drude's[9] Experimenten mit Monotropa zu[10]. Die spärlichen Untersuchungen gestatten eine allgemeine Entscheidung in unserer Frage um so weniger, als spezifisch ungleiche Beeinflussung sehr möglich ist, und da thatsächlich viele organische Säuren bei Gegenwart reducirbarer Stoffe am Licht energisch Kohlensäure bilden (§ 39), mag eine Mehrproduktion dieses Gases vielleicht gelegentlich auf diese Weise erreicht werden. Auf solche Möglichkeit ist bereits früher hingewiesen, als die noch nicht aufgeklärte Eigenschaft von Bryophyllum besprochen wurde, nach Aufenthalt im Dunklen eine ziemlich reichliche Menge von Sauerstoff ohne Kohlensäurezufuhr zu bilden (§ 39).

Indirekt muss natürlich Lichtentziehung die Athmung allmählich herabdrücken, wenn die Lebensthätigkeit im Dunklen geschwächt wird oder Mangel an Nährstoffen eintritt. Letzteres hält Borodin[11] für die Ursache, dass Zweige im Dunklen nach einiger Zeit weniger Kohlensäure ausgeben. Vielleicht ver-

---

1) Mayer, Gährungschemie 1876, II. Aufl., p. 133.

2) Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, p. 176.

3) Knierim u. Mayer, Versuchsstat. 1873, Bd. 16, p. 311.

4) L. c. Zugleich wird angegeben, dass die Hefe bei 10° C. fast keinen Sauerstoff mehr aufnehme.

5) Vgl. § 41. Ferner Garreau, Ann. d. scienc. naturell. 1851, III sér., Bd. 15, p. 15; Böhm, Respiration v. Landpflanzen, Sitzungsb. d. Wien. Akad. 1873, Bd. 67, Abth. I, p. 14 d. Separatabz.

6) Ueber Einfluss d. Lichtes auf Athmung d. Thiere vgl. Platen (Pflüger's Archiv 1875, Bd. 11, p. 272); Moleschott u. Fubini (Naturforscher 1880, p. 112); Schenk (Chem. Centralblatt 1880, p. 235).

7) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 516.

8) Compt. rend. 1864, Bd. 58, p. 1206.

9) Die Biologie v. Monotropa 1873, p. 57.

10) Nach Dumas (Annal. d. chim. et d. phys. 1875, V sér., Bd. 3, p. 105) wird Alkoholgährung im Dunklen verlangsamt.

11) Botan. Jahresb. 1876, p. 920.

anlassten auch nur indirekte Wirkungen die von Saikewicz[1]) beobachtete tägliche Periodicität in der Athmung von Wurzeln, welche in Verband mit dem beblätterten Stengel geblieben waren.

Die Gleichzeitigkeit von Athmung und Assimilation in beleuchteten grünen Pflanzen ist schon (§ 68) besprochen worden, ebenso Pringsheim's Annahme, dass auch in chlorophyllfreien Pflanzen beide Prozesse thätig seien, und der Chlorophyllgehalt dazu diene, die Steigerung der Athmung durch Beleuchtung zu mässigen (§ 42).

Einfluss der Produkte. Da die Kohlensäure in grösserer Menge die Thätigkeit des Organismus benachtheiligt[2]), so wird mit der Anhäufung jenes Produktes auch die Athmung verlangsamt[3]). Uebrigens erlischt in reiner Kohlensäure die intramolekulare Athmung nicht, und ein erheblicher Druck kann in geschlossenen Gefässen durch Entbindung von Kohlensäure entstehen. So beobachteten Lechartier und Bellamy[4]) einen Druck von etwas mehr als 2 Atmosphären, als sie Früchte in ein Glas eingeschlossen hatten, mit höherem Kohlensäuredruck soll aber nach de Luca[5]) die intramolekulare Athmung stille stehen. Um die Alkoholgährung zu sistiren, muss nach Melsens[6]) die Tension der Kohlensäure auf 25 Atmosphären steigen. Voraussichtlich wirken in solchen Versuchen die giftige Eigenschaft der Kohlensäure und die Hemmungen zusammen, welche ein gesteigerter Partialdruck auf die fernere Entbindung jenes Gases ausübt.

Durch Anhäufung der entstehenden Produkte wird im Allgemeinen die Thätigkeit der Gährungsorganismen allmählich gehemmt und endlich ganz sistirt. Ohne weiter auf die Umstände einzugehen, welche früher oder später eine Grenze der Gährung herbeiführen, sollen hier nur einige Beispiele erwähnt werden. Die gährungstüchtigsten Sprosspilze zerlegen keinen Zucker mehr, wenn der Alkoholgehalt der Flüssigkeit auf 14 Gew.-Proc. gestiegen ist, und schon bei 12 Proc. hört das Wachsthum der Hefezellen auf. Beide Funktionen werden in minder gährtüchtigen Pilzen schon früher gehemmt. So ist die Gährungsgrenze für Mucor racemosus mit 2,5—5 Gew.-Proc., für Mucor stolonifer mit 1,3 Gew.-Proc. Alkohol erreicht[7]). Ebenso ist bekannt, dass mit Anhäufung von Buttersäure, Milchsäure u. s. w. die bezüglichen Spaltpilzgährungen aufhören, mit Neutralisation der Säure aber wieder beginnen. Auf relativer Benachtheiligung, resp. Begünstigung beruht es auch, dass in saurer Zuckerlösung Sprosspilze, in neutraler oder alkalischer Lösung Spaltpilze die Oberhand gewinnen[8]).

---

1) Botan. Jahresb. 1877, p. 723.

2) Vgl. z. B. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, p. 25 u. 203.

3) Beisp. bei Deherain u. Moissan, Annal. d. scienc. naturell. 1874, V sér., Bd. 19, p. 387.

4) Compt. rend. 1872, Bd. 75, p. 1203.

5) Ebenda 1876, Bd. 83, p. 512. 6) Ebenda 1870, Bd. 70, p. 632.

7) Die bezüglichen Angaben finden sich: Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 305; Pasteur, Etude s. l. bière 1876, p. 133; Fitz, Ber. d. chem. Ges. 1873, p. 48, u. 1876, p. 1354.

8) Pasteur, Annal. d. chim. et d. phys. 1858, III sér., Bd. 52, p. 415; Nägeli, Die niederen Pilze 1877, p. 31.

Die Bedeutung der Athmung.

§ 74. Mit dem Mangel des Sauerstoffs stehen Wachsthum und Bewegung sogleich stille, da eben durch die Athmung ein Theil der für das Fortkommen der Pflanze unerlässlichen Betriebskraft gewonnen wird. Gleiches gilt auch für die Spross- und Spaltpilze, so lange diesen nicht vergährbare Stoffe als Nahrung geboten sind. Bei genügender, ausgiebiger Gährung können aber diese Organismen bis zu einem gewissen Grade wachsen, z. Th. sogar, wie es scheint, sich unbegrenzt vermehren, wenn keine Spur von freiem Sauerstoff Zutritt findet, und wenn ausserdem nicht ein zu fernerem Gedeihen unbrauchbares Medium durch Anhäufung von Gährprodukten geschaffen wird. An Stelle der Sauerstoffathmung wird dann durch Zertrümmerung von Zucker oder anderen Stoffen die bezügliche Betriebskraft gewonnen, und um diese in gleichem Maasse wie bei Sauerstoffathmung zu erzeugen, muss natürlich eine weit grössere Stoffmenge durch Gährung zerspalten werden, da ja in jedem Falle bei vollkommener Verbrennung in Kohlensäure und Wasser mehr Wärme (aktuelle Energie) disponibel wird, als etwa bei Zerspaltung des Zuckers in Kohlensäure und Alkohol oder einen anderen weiter oxydablen Körper. In der That bedarf es auch stets einer verhältnissmässig ansehnlichen Vergährung von Material, um ohne Sauerstoff Gährungsorganismen die zum Fortkommen nöthigen Bedingungen zu gewähren.

Sprechen wir die Gährung als erweiterte intramolekulare Athmung an, so bleibt die alte Erfahrung bestehen, dass ohne Athmung kein Leben möglich ist. Denn der Abschluss des Sauerstoffs (resp. von Gährmaterial) führt endlich unvermeidlich den Tod herbei, obgleich manche Pflanzen unter solchen unzureichenden Bedingungen lange Zeit aushalten und mit Zufuhr von Sauerstoff wieder ihre volle Thätigkeit aufnehmen.

Von den in der Pflanze zur Verwendung kommenden Arbeitskräften wird durch die Athmung nur ein Theil, nach mechanischem Maasse voraussichtlich öfters ein nur kleiner Theil erzeugt, der aber nothwendig eingreifen muss, um das Ganze in normalem Gang zu halten, denn mit der Athmung stehen ja Wachsen und Bewegen stille. Aber daraus folgt natürlich nicht, dass die Athmung alle für das Wachsen nöthige Arbeitskraft liefert, denn auch die Uhr versagt ihren Dienst nicht nur, wenn die treibende Feder, sondern auch wenn ein zum Betriebe nothwendiges Rädchen fehlt. Die Leistungen im Wachsen werden aber in der That zum guten Theil durch osmotische Wirkungen vermittelt[1], und diese, sowie einzelne andere Funktionen, stehen durchaus nicht stille, wenn mit Entziehung des Sauerstoffs das Wachsthum aufgehoben wird.

Die intramolekulare, ohne Sauerstoff fortdauernde Athmung gibt uns Kenntniss von einer Lebensthätigkeit der Pflanze, welche ferner ihre osmotischen Eigenschaften bewahrt, so dass, wie ich beobachtete, bei gänzlichem Mangel an Sauerstoff durch Salzlösungen der Protoplasmakörper contrahirt wurde, und welke Pflanzen durch Wasseraufnahme ihre Straffheit wieder erlangten. Hiermit sind aber auch gewisse Gestalt- und Lagenänderungen der Pflanzenglieder, sowie Verschiebungen im Protoplasma verbunden, welches ferner die Fähigkeit bewahrt, die

1) Vgl. Bd. II, Kap. I. Auch Pfeffer, Landwirthschaftl. Jahrb. 1878, Bd. 7, p. 834.

diosmotisch maassgebende Plasmamembran zu bilden[1]). Auch die Wirkung einmal producirter Fermente ist nicht gehemmt, und kritische Studien werden sicher noch verschiedene Einzelfunktionen kennen lehren, die nach Entziehung des Sauerstoffs noch gewisse Zeit fortdauern. Unter dieser Bedingung zuckt ja auch noch der ausgeschnittene Muskel eines Thieres, und wesentliche Funktionen sah Pflüger[2]) an einem Frosche während 11 1/2 Stunden anhalten, als dieser bei niedriger Temperatur in einem sauerstofffreien Raum gehalten wurde. Oefters mögen auch vom Sauerstoff unabhängige Funktionen erlahmen, weil sie von anderen beeinflussten Thätigkeiten abhängig sind, und dieserhalb kann wohl weitgehende Arbeitstheilung nützlich werden, um die Bedeutung des Sauerstoffs für einzelne Vorgänge zu ermitteln.

In der gewöhnlichen intramolekularen Athmung wird nur geringe Arbeitskraft disponibel, da durch jene nur eine minimale Erwärmung nachzuweisen ist, auch wenn diese bei Sauerstoffzutritt sehr ansehnlich ausfällt[3]). Ohne den Prozess der intramolekularen Athmung näher aufzuhellen, folgt doch aus Obigem, dass mit gleicher Kohlensäureproduktion in der Sauerstoffathmung mehr aktuelle Energie für anderweitige Leistungen gewonnen wird.

Fragen wir nun, ob die geringere, durch intramolekulare Athmung gewonnene Arbeitskraft gewisse Leistungen unterhält, so vermögen wir eine befriedigende Antwort nicht zu geben und auch nicht zu entscheiden, ob die intramolekulare Athmung den lebendigen Zustand zu erhalten hilft, wenn der Sauerstoff abgeschlossen ist. Solches ist wohl möglich, gewiss ist aber nur, dass die Pflanze durch Sauerstoff nicht zum Leben zurückgerufen werden kann, wenn im sauerstofffreien Raume die intramolekulare Athmung erlosch, vorausgesetzt, dass dieses nicht durch den Mangel der anderweitigen allgemeinen Lebensbedingungen erzielt wurde. So lange durch intramolekulare Athmung Kohlensäure reichlich gebildet wird, kehrt die Pflanze an der Luft sogleich oder allmählich zu voller Thätigkeit zurück[4]), indess scheint dieses nach Beobachtungen von Lechartier und Bellamy[5]) nicht immer zuzutreffen, wenn bei fortgesetztem Sauerstoffabschluss die Kohlensäurebildung schon auf ein sehr geringes Maass gesunken war. Wenigstens die Nützlichkeit einer beschränkten Thätigkeit zeigt das Verhalten der in Wasserstoff oder Stickstoff gebrachten grünen Pflanzen. Diese erhalten sich nämlich länger am Leben, wenn die producirte Kohlensäure nicht absorbirt wird, und so ihre Zersetzung am Tageslicht zugleich eine gewisse Athmungsthätigkeit erzielt[6]). Uebrigens werden in der Sauerstoffathmung, sobald die Kohlensäure abgeführt wird, keine Produkte geschaffen, deren Anhäufung die Thätigkeit des Organismus hemmt.

---

1) Pfeffer, Osmot. Unters. 1877, p. 133. Kühne (Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 106) beobachtete Gestaltänderungen durch Induktionsschläge an dem durch Kohlensäure bewegungslos gemachten Protoplasma der Staubfadenhaare von Tradescantia.

2) Archiv f. Physiolog. 1875, Bd. 10, p. 324.

3) Nach den von Dr. Erikson im Tübinger Institut ausgeführten Versuchen.

4) Dieses ist nach Aufenthalt in sauerstofffreiem Raume von Ingenhousz, Saussure u. A. vielfach beobachtet.

5) Compt. rend. 1874, Bd. 79, p. 1008.

6) Vgl. Saussure, Rech. chimiqu. 1804, Kap. III u. VI.

Die Unfähigkeit von Samen, mit Abschluss der Luft zu keimen, war schon Malpighi bekannt und hat Bestätigung durch zahlreiche spätere Untersuchungen gefunden, welche auch lehrten, dass überhaupt alles Wachsen aufhört, wenn ein luftleerer Raum hergestellt oder der Sauerstoff durch ein indifferentes Gas verdrängt wird[1]. Auch Saussure (Rech. chim.) hat mit gleichem Resultate derartige Versuche mit verschiedenen Pflanzen und Pflanzentheilen angestellt, und wenn im evacuirten Raume einigemal von diesem Forscher eine Spur von Keimung gefunden wurde, so war dieses gewiss eine Folge der nicht völligen Entfernung der Luft. Die Nothwendigkeit des Sauerstoffs für verschiedene Bewegungsvorgänge wurde von Dutrochet[2] festgestellt. Kabsch[3] bestätigte im Allgemeinen diese Beobachtungen, bemerkte indess zuweilen noch schwache Bewegungen, auf welche ich indess kein Gewicht legen mochte, da die Experimente augenscheinlich nicht kritisch genug ausgeführt sind, um vollkommene Abwesenheit von Sauerstoff zu garantiren. Wie mit Entfernung des Sauerstoffs Bewegungen des Protoplasmas der Myxomyceten und in Staubfadenhaaren von Tradescantia stille stehen, wurde von Kühne[4] dargethan. Das Wachsthum wird sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs sistirt, denn an horizontal gestellten Keimpflanzen ist unter diesen Umständen keine Spur geotropischer Krümmung wahrzunehmen, und Wortmann[5] konnte auch durch Messung kein Wachsthum entdecken. An Staubfäden von Centaurea Jacea fand ich die Reizbarkeit 1 Minute, nachdem die Luft durch einen starken Kohlesäurestrom verdrängt war, erloschen. Wie durch verlängerte Sauerstoffentziehung der Lebenszustand der Pflanzen benachtheiligt wird, geht daraus hervor, dass längere Zeit bis zur Rückkehr der Reizbarkeit verstreicht[6], und die Fähigkeit, Kohlensäure zu zersetzen, zunächst eine geringere ist[7].

Die zu einer Entwicklung nöthige minimale partiäre Pressung des Sauerstoffs ist spezifisch verschieden. P. Bert[8] fand keine Keimung von Samen, als der Luftdruck auf 4 cm erniedrigt war, während Gerste bei 6 cm, Kresse bei 12 cm langsame Keimung ergaben. Ueber die Luftverdünnung, bei der die Reizbarkeit aufhört, finden sich Angaben in der citirten Arbeit von Kabsch. An Schimmelpilzen, die keine Gährung erregen oder deren Wachsthum durch solche nicht vermittelt werden kann, wie Mucor mucedo, stolonifer, Penicillium crustaceum u. s. w., fand Brefeld[9] kein Wachsthum in Kohlensäure, welche $^{1}/_{500}$ ihres Volumens an Luft enthielt.

Wachsen ohne Sauerstoff. Nach den ausgedehnten Erfahrungen Nägeli's[10] können Spross- und Spaltpilze unbegrenzt ohne Sauerstoff wachsen und sich vermehren, sofern sie Gährung von genügender Intensität bewirken, geeignetes Gährmaterial geboten ist und hemmende Produkte sich nicht anhäufen. Mit einer Pepton und Zucker enthaltenden Lösung, welche überhaupt das geeignetste Medium bietet, vermehren sich auch Sprosspilze ungeschwächt, während ihr Wachsthum bald gehemmt wird, wenn zuckerhaltige Lösungen mit Ammoniaksalzen geboten werden. Die Spaltpilze verhalten sich ähnlich, kommen übrigens immerhin ansehnlich fort, wenn an Stelle der Peptone resp. Eiweissstoffe Asparagin, Harnstoff oder Ammoniaksalze getreten sind, und ebenso wird ihre Vermehrung verlangsamt, wenn nur Peptone oder mit diesen Glycerin oder Mannit das zu vergährende Material sind. Stehen allein Asparagin, Harnstoff oder Ammoniaksalze organischer Säuren zur Verfügung, so vermehren sich Spaltpilze nur bei Zutritt von Sauerstoff, und demgemäss ist die Menge des in einer Verbindung enthaltenen Sauerstoffs keineswegs maassgebend, da ja

---

1) Vgl. Senebier, Physiol. végétal. 1800, Bd. 3, p. 384.

2) Mémoires 1837, p. 186, 259. 3) Bot. Ztg. 1862, p. 341.

4) Unters. über d. Protoplasma 1864, p. 88, 104.

5) Arbeit. d. Würzburger Instituts 1880, Bd. 2, p. 509. 6) Kabsch, l. c.

7) Boussingault, Agronom., Chimie agricole etc. 1868, Bd. 4, p. 335.

8) Compt. rend. 1873, Bd. 76, p. 1493, u. La pression barométrique 1878, p. 845. — Zu ähnlichem Resultat führten die Versuche von Huber u. Senebier, Mém. s. l. germination 1801, p. 69. — Ueber den Sauerstoffgehalt in Meerestiefen vgl. Buchanan, Bericht d. chem. Gesellsch. 1877, Bd. 10, p. 1605.

9) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 24. — Die Nothwendigkeit von Sauerstoff für Entwicklung von Schimmelpilzen wurde schon von Spallanzani beobachtet. Opuscules d. physique, übers. von Senebier 1777, Bd. 2, p. 403.

10) Theorie der Gährung 1879, p. 70.

die vergährbaren organischen Säuren weit sauerstoffreicher sind, als Zucker, dessen Vergährung die zum Wachsen ohne Sauerstoff nothwendige Betriebskraft in vorzüglicher Weise liefert. Der Gewinn solcher Betriebskraft bei Ausschluss des Sauerstoffs hängt aber in jedem Falle von Gährungszerspaltungen ab und, falls Gährmaterial fehlt, steht deshalb, wie in höheren Pflanzen, mit Abschluss des Sauerstoffs das Wachsthum stille, wenn auch die gebotenen Stoffe mit Luftzutritt eine gute Nahrung abgeben. Demgemäss können die Sprosspilze überhaupt nur mit den vergährungsfähigen Zuckerarten im sauerstofffreien Raume wachsen und, um fortzukommen, bedürfen sie u. a., wie schon Pasteur[1]) zeigte, des Luftzutrittes, wenn der nicht vergährbare Milchzucker als Nahrung geboten wird. Die Gährthätigkeit einer Zelle befördert übrigens, wie Nägeli darthat, bei Zutritt der Luft das Wachsthum, offenbar weil Betriebskraft reichlicher zur Verfügung steht, wenn solche gleichzeitig aus zwei Quellen, durch Sauerstoffathmung und durch Gährung, gewonnen wird. Wie umgekehrt Sauerstoffzufuhr die Gährthätigkeit begünstigt, ist schon früher mitgetheilt worden.

Geht den Organismen Gährthätigkeit ab, oder ist diese zu gering, so ist damit in jedem Falle die Möglichkeit, ohne Sauerstoff zu wachsen, ausgeschlossen. Dem entsprechend wächst der energische Alkoholgährung erzielende Mucor racemosus, ähnlich wie Bierhefe, ohne Sauerstoff, während Brefeld[2]) für den in geringerem Grade gährthätigen Mucor mucedo und stolonifer kein Wachsthum im sauerstofffreien Raume finden konnte. Ob es auch Spaltpilze gibt, welche kein Gährvermögen besitzen und deshalb überhaupt nur mit Sauerstoff wachsen können, lässt Nägeli unentschieden, hält es aber für wahrscheinlich. Dagegen können alle Spaltpilze mit Sauerstoff fortkommen, und man kann mit Pasteur[3]) nicht solche Spaltpilze unterscheiden, welche nur leben und Gährwirkung ausüben, wenn sie freien Sauerstoff finden (Aërobien), und solche, denen für beides Sauerstoffmangel Bedingung ist (Anaërobien). Uebrigens scheinen nach Pasteur[4]) die Spaltpilze der Buttersäuregährung getödtet zu werden, wenn plötzlich der zuvor ausgeschlossene Sauerstoff Zutritt findet. Dieses dürfte aber Folge des schnellen Wechsels sein, welcher den an bestimmte äussere Bedingungen angepassten Spaltpilzen nachtheilig wird, und es ist ja länger bekannt, dass Thiere leiden oder sogar getödtet werden, wenn sie plötzlich aus einer sauerstoffärmeren Luft in gewöhnliche Luft gebracht werden, während sie ganz gut einen allmählichen Uebergang vertragen. Es entspricht ferner Anpassungen an die äusseren Bedingungen, dass die Gährung erregenden Mucor-Arten den Sprosspilzen ähnliche Formen annehmen und bei Sauerstoffabschluss das Protoplasma dieser Gährungsorganismen ein anderes Aussehen erhält[5]).

Nägeli hat bisher im Wesentlichen nur die Resultate ausgedehnter Untersuchungen veröffentlicht, durch welche unsere Kenntnisse über das Fortkommen der Gährungsorganismen wesentlich erweitert wurden. Der Nachweis, dass thatsächlich Spross- und Spaltpilze, während sie Gährung erregen, ohne Sauerstoff wachsen können, wurde zuerst von Pasteur geführt[6]). Für Spaltpilze hat Pasteur sehr ausgedehnte Vermehrung bei Abschluss von Sauerstoff constatirt, ohne zu entscheiden, ob unter solchen Verhältnissen unbegrenztes Wachsen möglich ist. Die verhältnissmässig geringe Vermehrung, welche für Sprosspilze

---

1) Jahresb. d. Chem. 1861, p. 724; Étude s. l. bière p. 257. — Dasselbe bestätigte Fitz (Ber. d. chem. Gesellsch. 1876, Bd. 9, p. 1352) für Mucor racemosus.

2) Landwirthschaftl. Jahrb. 1876, Bd. 5, p. 293, 313.

3) Compt. rend. 1863, Bd. 56, p. 1192 Anmerkg. Vgl. Nägeli, l. c., p. 71.

4) Compt. rend. 1861, Bd. 52 p. 340; Étude s. l. bière p. 293. Damit hört auch die Bewegung dieser Spaltpilze auf, und so mögen z. Th. auch Beobachtungen Hoffmann's (Bot. Ztg. 1869, p. 237) ihre Erklärung finden. Ueber Bewegungen von Spaltpilzen ohne Sauerstoff berichten auch Grossmann u. Mayershausen in Archiv f. Physiolog. 1877, Bd. 15, p. 245. — Nach Gunning (Chem. Centralblatt 1878, p. 799) soll überschüssiger Sauerstoff einen Scheintod der Spaltpilze hervorrufen können.

5) Vgl. Brefeld, l. c., p. 298 u. s. w. Ebenda sind einige Beobachtungen mitgetheilt, nach denen auch für Sprosspilze plötzliche Sauerstoffzufuhr unvortheilhaft zu sein scheint.

6) Compt. rend. 1861, Bd. 52, p. 344 u. 1260, u. ebenda in d. Jahrgängen 1863, l. c.; 1872, Bd. 75, p. 784, u. 1875, Bd. 80, p. 452. Étude s. l. bière 1876.

von dem genannten Forscher, sowie von Brefeld[1] u. A. beobachtet wurde, erklärt sich aus der Anwendung einer für ununterbrochenes Wachsen ungeeigneten Gährungsflüssigkeit. Wird aber thatsächlich endlich ohne freien Sauerstoff eine Hemmung des Wachsens erzielt, so kann selbstverständlich nicht jede beliebige Hefezelle Wachsthum zeigen, wenn sie in sauerstofffreie Gährflüssigkeit gebracht wurde. Derartiges ist auch von verschiedenen Forschern[2] beobachtet, ebenso, dass nach Luftzutritt die Sprosspilze wieder die Fähigkeit erlangten, einige Zeit ohne Sauerstoff zu wachsen.

Durch Pasteur ist auch der Nachweis geführt, dass es zum Wachsen ohne Sauerstoff der Gährthätigkeit bedarf, und, weil diese fehlt, Sprosspilze in Milchzuckerlösung nur bei Luftzutritt wachsen können. Es ist allerdings eine mangelhafte Zergliederung in Ursache und Wirkung, dass Pasteur zunächst Gährung und Wachsen als zwei immer miteinander verkettete Prozesse ansprach, denn Gährung ohne Wachsen ist so gut wie Sauerstoffathmung ohne Wachsen möglich. Liebig's[3] Verdienst ist es, die beiden Vorgänge auseinandergehalten zu haben, jedoch verkannte dieser Forscher ganz und gar die von Pasteur ermittelte wichtige Thatsache, dass durch die Gährung Betriebskraft für das Wachsen gewonnen wird. Hierauf hat Pasteur[4] auch ferner besonderes Gewicht gelegt, und dieser experimentell begründete Schluss wird nicht verrückt, wenn die Anschauungen über den Prozess der Gährung selbst sich verschieben. Pasteur's erste Auffassung, auf welche er später wenig Nachdruck legte, ging dahin, es möchten die Gährungsorganismen den Zerfall von Zucker u. s. w. bewirken, indem sie bei Mangel an freiem Sauerstoff diesen Körper aus dem gebotenen Gährmaterial an sich reissen. Aus § 71 geht hervor, dass diese Ansicht zur Erklärung der Gährung nicht ausreicht.

Ganz mit Unrecht ist vielfach die Beweiskraft der von Pasteur und Anderen angestellten Versuche angezweifelt und versucht, das beobachtete Wachsthum auf nicht beseitigte Spuren von freiem Sauerstoff zu schieben. Gänzlich ist dieser freilich schwer zu entfernen, indess werden geringe Reste, wie auch Pasteur hervorhebt, durch die Gährungsorganismen sehr schnell beseitigt sein, da diese sehr energisch Sauerstoff absorbiren. Dauert aber die Vermehrung der Spaltpilze wochen- und monatelang an, so kann die massenhafte Bildung dieser nicht durch Sauerstoffathmung vermittelt werden, da hierzu sehr grosse Mengen von Sauerstoff nöthig sein würden. Zudem steht ja alles Wachsen stille, wenn nicht vergährbare Materialien geboten werden, und hieraus folgt, dass der Ausschluss und Abschluss des Sauerstoffs ausreichend war, um die von diesem abhängigen Funktionen zu unterdrücken, und dass ferner zum Wachsen Betriebskraft durch Gährung gewonnen werden muss[5]. Die von manchen Forschern erhaltenen negativen Resultate finden wohl wesentlich ihre Erklärung in der Anwendung ungeeigneter Gährflüssigkeit oder ungenügend gährtüchtiger Organismen.

Auf Wiedergabe und Kritik einzelner Untersuchungen[6] kann hier nicht eingegangen werden und beschränke ich mich darauf, eine an Pasteur anschliessende Versuchsanstellung mitzutheilen, die mit einfachen Mitteln Wachsthum der Gährungsorganismen ohne Sauerstoff darzuthun gestattet. Die Gährflüssigkeit stellte ich mir her, indem ich nicht zu wenig Presshefe mit etwas Pepsin und Salzsäure digerirte, später auskochte und in dem Filtrat 5 Proc. Zucker und ein wenig Hefeasche löste. Bei Operation mit Spaltpilzen ist es gerathen, durch Zugabe von Calciumcarbonat für Abstumpfung der sich während der Gährung bildenden Säure zu sorgen. Mit dieser Flüssigkeit wird der etwa 1/2—1 Liter fassende Kolben *a* (Fig. 39), sowie die recht tiefe Porzellanschale *b* gefüllt, darauf beide Flüssigkeiten

---

1) Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 21, u. 1876, Bd. 5, p. 293; A. Mayer, Gährungschemie 1876, Anhang p. 11.

2) Pasteur (l. c.); Brefeld (l. c.); Traube (Ber. d. chem. Gesellsch. 1874, p. 875).

3) Annal. d. Chem. u. Pharm. 1870, Bd. 153, p. 1. Den gleichen Fehler wie Liebig machte Brefeld, der weiterhin (1876) das Wachsen ohne Sauerstoff anerkannte.

4) Vgl. die seit 1872 erschienenen Arbeiten.

5) Dass Kraft mit der Gährung disponibel wird, geht aus der Erwärmung der Gährflüssigkeit hervor. Vgl. Nägeli, l. c., p. 55, u. Sitzungsb. d. Bair. Akad. 3. Jan. 1880, p. 129.

6) Vgl. z. B. Gunning, Journal f. prakt. Chem. 1878, Bd. 17, p. 266, u. Chem. Centralblatt 1880, p. 9. Nencki, Beiträge z. Biologie d. Spaltpilze 1880, p. 3.

1/2—1 Stunde lang in starkem Sieden erhalten, das nach Entfernung der Lampe unter *a* in *b* noch fortdauern muss. Sobald der Kolben *a* Wasserdampf nicht mehr enthält, wird Quecksilber in die Schale *b* (bis *h—h*) gegossen und durch dieses die Absperrung des Rohres *c* erhalten[1]. Die Pipette *p* füllt man ganz mit lebhaft gährender Flüssigkeit (ich operirte mit Buttersäure liefernder Gährflüssigkeit) und bringt sie, nachdem der Apparat erkaltet ist, in die in der Figur gekennzeichnete Stellung. Hier lässt man dieselbe während 3—6 Stunden, um die während der Uebertragung aufgenommenen Spuren von Sauerstoff durch die Gährorganismen absorbiren zu lassen, und kann dann leicht durch Drücken an dem Kautschukballon *k* einige Tropfen durch die Mündung des Kolbens in diesen einführen. Mit der Gährung entstehen allmählich soviel Spaltpilze, dass sich ein ansehnlicher Bodensatz in *a* bildet. Verschiedene von Pasteur angewandte Versuchsanstellungen sind in dessen Étude s. l. bière zu finden. Eine vortheilhafte, von Hüfner benutzte Methode ist im Journal f. prakt. Chemie 1876, Bd. 13, p. 475 beschrieben. Traube[2] benutzte Indigweiss als Mittel, die letzten Spuren von Sauerstoff zu absorbiren und zugleich dessen Fehlen anzuzeigen, eine Methode, die in manchen Fällen mit Vortheil verwendbar sein dürfte. Solche mit grösseren Mengen von Gährungsorganismen angestellten Experimente sind für den Nachweis des Lebens ohne Sauerstoff den Versuchen mit wenigen Organismen in abgeschlossenen Kammern vorzuziehen[3]. Der Werth dieser Beobachtungsmethode besteht aber darin, die allmählichen Veränderungen der Objekte verfolgen zu können.

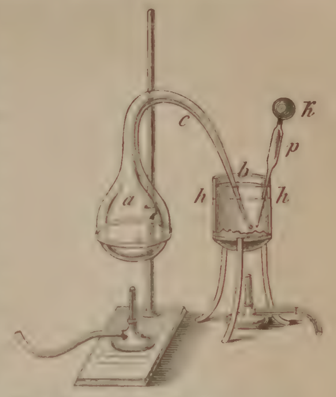


Fig. 39. Die Porzellanschale *b* ist aufgeschnitten dargestellt.

---

1) Bei richtiger Ausführung ist mit dem sehr genauen Reagens von Schützenberger (hydroschweflige Säure + Indigcarmin) höchstens eine Spur Sauerstoff in solcher Art ausgekochtem Wasser nachzuweisen.

2) Bericht d. chem. Gesellsch. 1874, Bd. 7, p. 879.

3) Vgl. Brefeld, Landwirthschaftl. Jahrb. 1874, Bd. 3, p. 18.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

